

SÉRIE A N° 1162

N° D'ORDRE :

2022

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Marie-Louise VERRIER

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LES YEUX ET LA VISION DES
POISSONS.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 13 novembre 1928 devant la Commission d'examen

Président : MM. Et. RABAUD.

Examineurs { JOLEAUD.
GUILLIERMOND.

PARIS

Édition du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1928

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Botanique. — Les tumeurs végétales.

Géologie. — Géologie de la Limagne.

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 20 juillet 1928.

Pour le Doyen de la Faculté des Sciences,

L'Assesseur,

JEAN PERRIN.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

Pour le Recteur,

L'Inspecteur de l'Académie,

A. MAURELLET.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

SÉRIE A N° 1162

N° D'ORDRE :

2022

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Marie-Louise VERRIER

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LES YEUX ET LA VISION DES
POISSONS.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le novembre 1928 devant la Commission d'examen

Président : MM. ET. RABAUD.

Examineurs { JOLEAUD.
 GUILLIERMOND.

PARIS

Édition du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

—
1928

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen..... C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.

Doyens honoraires.. P. APPELL, M. MOLLIARD.

Profess. honoraires.. { P. PUISEUX. H. LEBESGUE.
V. BOUSSINESQ. A. FERNBACH.
A. JOANNIS. A. LEDUC.
H. LE CHATELIER.

Professeurs { EMILE PICARD..... Analyse supér. et algèbre supérieure.
G. KOENIGS..... Mécanique physique et expérimentale.
E. GOURSAT..... Calcul différentiel et calcul intégral.
P. JANET..... Electrotechnique générale.
F. WALLERANT... Minéralogie.
H. ANDOYER..... Astronomie.
P. PAINLEVÉ..... Mécanique anal. et mécanique céleste.
GABRIEL BERTRAND..... Chimie biologique.
M^{me} P. CURIE..... Physique générale et radioactivité.
M. CAULLERY..... Zoologie (Evolution des êtres organisés)
G. URBAIN..... Chimie minérale.
EMILE BOREL..... Calcul des probabilités et phys. mathém.
L. MARCHIS..... Aviation.
JEAN PERRIN..... Chimie physique.
RÉMY PERRIER..... Zoologie (Enseignement P. C. N.).
H. ABRAHAM..... Physique.
M. MOLLIARD..... Physiologie végétale.
E. CARTAN..... Géométrie supérieure.
L. LAPICQUE..... Physiologie générale.
E. VESSIOT..... Théorie des fonct. et th. des transf.
A. COTTON..... Physique générale.
J. DRACH..... Application de l'analyse à la géométrie.
CHARLES FABRY... Physique.
CHARLES PÉREZ... Zoologie.
LÉON BERTRAND... Géolog. structurale et géolog. appliquée.
R. LESPIEAU..... Théories chimiques.
E. RABAUD..... Biologie expérimentale.
P. PORTIER..... Physiologie comparée.
E. BLAISE..... Chimie organique.
P.-A. DANGEARD... Botanique.
P. MONTEL..... Mécanique rationnelle.
P. WINTREBERT... Anatomie et histologie comparées.
O. DUBOSCQ..... Biologie maritime.
G. JULIA..... Mathématiques générales.
A. JOB..... Chimie générale.
A. MAILHE..... Etude des combustibles.
L. LUTAUD..... Géogr physique et géol. dynamique.
EUGÈNE BLOCH... Physique théorique et phys. céleste.
HENRI VILLAT... Mécanique des fluides et applications.
CH. JACOB..... Géologie.
P. PASCAL..... Chimie appliquée.



E. HÉROUARD... Zoologie.	E. DARMOIS..... Physique.
E. PECHARD... Chimie (Ens. P. C. N.)	G. BRUHAT..... Physique.
V. AUGER..... Chimie analytique.	H. MOUTON..... Chimie physique.
M. GUICHARD... Chimie minérale.	L. JOLEAUD..... Paléontologie.
A. GUILLET..... Physique.	M. JAVILLIER... Chimie biologique.
C. MAUGUIN... Minéralogie.	A. DUFOUR..... Physique (P. C. N.).
L. BLARINGHEM Botanique.	F. PICARD..... Zoologie (Evolution des êtres organisés)
A. MICHEL-LÉVY Pétrographie.	ROBERT-LÉVY... Zoologie.
A. DEREIMS... Géologie.	L. DUNOYER..... Optique appliquée.
R. DONGIER... Physique du globe.	A. GUILLIERMOND. Botanique (P. C. N.).
A. DENJOY..... Calcul diff. et int.	A. DEBIERNE... Radioactivité.
H. BENARD..... Physique (P. C. N.).	

Secrétaire..... DANIEL TOMBECK.

A MON COUSIN
MONSIEUR P.-V. ROUGIER
Industriel à Montréal (Canada)

Témoignage de respectueuse et affectueuse gratitude.



A

MONSIEUR LE DOCTEUR LOUIS ROULE

Professeur au Muséum

MONSIEUR LE DOCTEUR ETIENNE RABAUD

Professeur à la Sorbonne

MONSIEUR LE DOCTEUR ROCHON-DUVIGNEAUD

Ophthalmologiste honoraire des Hôpitaux

Témoignage de très respectueuse reconnaissance.

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS	4
INTRODUCTION, but et plan de ce travail	7

PREMIÈRE PARTIE

Etude morphologique.

CHAPITRE PREMIER. — TECHNIQUE : choix du matériel, p. 10 ; fixations, p. 11 ; inclusions (paraffine, collodion, mélange mixte collodion-paraffine), colorations (hématoxyline au fer, bleu de toluidine, bleu de MANN, bleu de MALLORY), p. 11 ; imprégnation au chromate d'argent (méthode de GOLGI-CAJAL), p. 12.

CHAPITRE II. — MORPHOLOGIE DE L'OEIL DE *SALMO FARIO* L. — Raisons du choix de ce type d'organisation.

I. *Position, forme et dimensions des yeux ; examen macroscopique*, p. 13.

II. *Membranes protectrices*, p. 16.

a) Sclérotique, p. 16 ; b) pli conjonctival, p. 18 ; c) cornée, p. 19.

III. *Membrane vasculaire ; la choroïde*, p. 21.

a) Région cavitaire, p. 23 ; b) région pigmentée moyenne, p. 24 ; c) la glande choroïdienne, p. 25 ; d) la couche chorio-capillaire, p. 25.

IV. *La rétine*, 1. Rétine proprement dite. a) Epithélium pigmentaire, p. 29 ; b) couche des cônes et des bâtonnets, p. 31 ; c) limitante externe, p. 36 ; d) couche des grains externes, p. 36 ; e) couche plexiforme externe, p. 37 ; f) couche des grains internes, p. 38 ; g) couche plexiforme interne, p. 39 ; h) couche des cellules ganglionnaires, p. 39 ; i) couche des fibres optiques, p. 39 ; j) limitante interne, p. 40 ; k) fibres de Müller, p. 40. — 2. Rétine ciliaire. a) Procès ciliaires, p. 42 ; b) Iris, p. 43.

V. *Chambre antérieure et humeur aqueuse*, p. 45

VI. *Corps vitré*, p. 45.

VII. *Le cristallin*, p. 46.

Appareil suspenseur du cristallin, ligament suspenseur, p. 48 ; repli falciforme et campanule de Haller, p. 50.

VIII. *Les nerfs optiques et leur chiasma*, p. 57.

IX. *Les poches séreuses orbitaires*, p. 57.

Verrier.

CHAPITRE III. — MORPHOLOGIE COMPARÉE DES YEUX CHEZ LES TÉLÉOSTÉENS.

- I. *Matériel d'étude. Limite de cette étude*, p. 59.
- II. *Sclérotique, pli conjonctival et cornée transparente*, p. 60.
- III. *Choroïde*.
 1. Historique, p. 68 ; 2. Recherches personnelles, p. 70.
- IV. *Rétine*.
 1. Historique, p. 76 ; 2. Recherches personnelles (rétine proprement dite, area et fovea), p. 85.
- V. *Nerfs optiques et leur chiasma*, p. 116.

DEUXIÈME PARTIE

Etude physiologique.

CHAPITRE PREMIER. — ÉTENDUE DES CHAMPS DE VISION ANATOMIQUE.	122
I. <i>Historique</i> , p. 122.	
II. <i>Recherches personnelles</i> . Technique, p. 125 ; mesure de l'étendue des champs de vision dans le plan horizontal, p. 128 ; existence d'un champ de vision binoculaire dans le plan vertical, p. 128 ; sommet du champ de vision binoculaire, p. 130 ; conclusions, p. 130.	
CHAPITRE II. — CHIASMA ET VISION BINOCULAIRE	131
Exposé et critique des théories de CAJAL, QUIDOR et HÉRUBEL et OVIO. Application de la théorie d'Ovio au cas des Poissons.	
CHAPITRE III. — RÉFRACTION.	137
I. <i>Historique</i> , p. 138.	
II. <i>Recherches personnelles</i> . Technique ; procédé de CUGNET ou de l'ombre pupillaire, p. 139 ; application de ce procédé aux Poissons. Résultats, p. 142 ; vérification expérimentale de ces résultats, p. 144.	
III. <i>Conclusions</i> , p. 146.	
CHAPITRE IV. — ACCOMMODATION	148
I. <i>Historique</i> , p. 148.	
II. <i>Recherches originales</i> , p. 149 ; résultats, p. 150 ; conclusions, p. 151.	
CHAPITRE V. — SENSIBILITÉ DE LA RÉTINE A LA LUMIÈRE	153
I. <i>Modifications chimiques</i> , p. 153.	
II. <i>Modifications morphologiques</i> . Cas de la Bouvière, de la Truite, d'un poisson à fovea : l'Hippocampe.	
III. <i>Variations du pourpre rétinien</i> . Comparaison entre la Brème et le <i>Leuciscus</i> , p. 163.	
CHAPITRE VI. — LES FACTEURS DE L'ACUITÉ VISUELLE	164
Théorie de SHAFER, de PÜTTER, p. 164 ; recherches personnelles : établissement de courbes de répartition des cellules visuelles et des cellules ganglionnaires chez la Blennie ocellée, le Carassin doré, l'Épinoche, le Poisson-chat, p. 165.	

TROISIÈME PARTIE

Etude biologique.

I. *Exposé bibliographique* des travaux antérieurs de biologie expérimentale sur la vision des Poissons, p. 171.

II. *Observations personnelles* sur les aptitudes visuelles des Poissons en rapport avec leur habitat et leur comportement, p. 178.

Considérations sur la répartition des cônes et des bâtonnets : cas du Périophtalme ; des Poissons de nos rivières et de nos côtes, du Poisson-chat, de la Baudroie, des Poissons de grands fonds, p. 178.

Les Poissons à fovea : Blennies, Serrans, Hippocampes, p. 185.

Les variations de l'acuité visuelle et de l'étendue des champs de vision : Poissons chasseurs et Poissons à déplacements restreints, p. 191.

Les Poissons cavernicoles et les Poissons nocturnes, p. 197.

Les organes de protection de l'œil, p. 200.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.	204
BIBLIOGRAPHIE	210

AVANT-PROPOS

Le premier instigateur de ce travail fut un membre de ma famille M. P.-V. ROUGIER, industriel à Montréal (Canada). Je lui dois d'avoir pu entreprendre des recherches entièrement conformes à mes goûts et je lui dois de les avoir menées à bien sans grandes difficultés. Il m'a aidée de l'exemple de sa puissante activité, de ses conseils, de son appui toujours éclairé et généreux. Ce travail lui est dédié en témoignage de respectueuse et affectueuse gratitude.

La plus grande partie de ces recherches a été faite au laboratoire d'Ichtyologie du Muséum d'Histoire naturelle de Paris. Le sujet m'en a été donné par M. le Professeur ROULE qui n'a cessé par la suite d'en diriger et d'en faciliter de toutes manières l'exécution. Je le prie de trouver ici l'expression de ma très respectueuse reconnaissance. L'installation parfaite du Laboratoire et les nombreuses ressources de l'aquarium nouvellement aménagé, dont j'ai pu profiter dans une large part, m'ont permis d'entreprendre des recherches d'ordre histologique, physiologique et biologique.

M. le Professeur RABAUD a bien voulu accepter la présidence du Jury de ma thèse et son insertion dans les Suppléments du Bulletin biologique de la France et de la Belgique. C'est d'après les conseils qu'il m'a donnés au cours de ces recherches que le plan définitif de ce mémoire a été établi. Je lui en exprime ici ma profonde et respectueuse gratitude.

Les observations sur le mécanisme de la vision chez les espèces marines, et les matériaux nécessaires à l'étude histologique des yeux de ces mêmes espèces ont été recueillis, en septembre 1927, à Cette lors d'un séjour à la station zoologique. Il m'est un devoir d'adresser à M. le Professeur BATAILLON, directeur de la Station, l'expression de mes vifs remerciements pour l'excellent accueil reçu à son laboratoire.

Au cours de l'exécution de ce travail des aides nombreuses, aussi bienveillantes qu'éclairées, me furent prodiguées :

M. le Dr ROCHON-DUVIGNEAUD, ophthalmologiste honoraire des Hôpitaux, a bien voulu me considérer comme son élève et s'intéresser d'une manière continue à mes recherches. Ses conseils, ses encouragements, les méthodes de travail que je lui dois d'avoir pu acquérir ont facilité mon travail dans une très large part.

M. le Dr TURCHINI, professeur agrégé à la faculté de Médecine de Montpellier, m'a appris la technique de l'imprégnation argentine des centres nerveux, technique que, grâce à ses conseils, j'ai pu appliquer, sans trop d'insuccès, à l'étude de la rétine des Poissons.

M. le Dr BOURGUIGNON, chef du service d'Electrothérapie de la Salpêtrière, m'a permis de venir pendant plusieurs mois étudier dans son laboratoire le mécanisme de l'accommodation chez les Poissons. Il a consacré une partie de son temps à m'aider dans ces recherches. Sa collaboration bienveillante et éclairée m'a été particulièrement précieuse.

M. BOURDELLE, professeur au Muséum, m'a obligeamment fait connaître la méthode employée par lui pour la détermination du champ visuel des Mammifères. J'ai pu ensuite, par certaines modifications de cette technique, déterminer l'étendue du champ visuel des Poissons.

Je dois à M. le Dr J. PELLEGRIN, sous-directeur du Laboratoire d'Ichthyologie du Muséum, des documents sur la biologie des Siluridés et la répartition des espèces cavernicoles.

M. MATOUT, sous-directeur du laboratoire de Physique du Muséum, m'a aidée dans l'établissement d'un dispositif permettant l'étude expérimentale de la réfraction chez les Poissons.

Lorsque je me trouvais arrêtée par un détail de technique histologique ou par l'interprétation d'une coupe, j'avais coutume d'aller demander conseil à M. SEMICHON, assistant au laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum, dont je savais la compétence en tout ce qui concerne l'Histologie et dont je savais aussi l'obligeance inlassable.

Je prie tous ceux qui ont ainsi facilité mes recherches de croire à l'expression de ma vive gratitude.

Il m'est un devoir d'exprimer aussi toute ma respectueuse

reconnaissance à M. MANGIN, directeur du Muséum, à MM. BOUVIER et LACROIX, professeurs au Muséum, pour leur puissante intervention lors de l'attribution d'une subvention de la caisse des Recherches scientifiques, ainsi qu'à M. LEBON, directeur de l'Exploitation postale, qui a bien voulu intéresser la Direction générale des Eaux et Forêts, du Ministère de l'Agriculture, à la publication de cet ouvrage.

INTRODUCTION

But et plan de ce travail.

Les recherches exposées plus loin ont pour but de former une contribution à l'étude de la structure des yeux et à l'étude physiologique et biologique de la vision chez les Poissons osseux.

La structure des yeux chez les Poissons osseux a déjà fait l'objet d'un assez grand nombre de mémoires ; toutefois, aucun travail étendu, aucun travail d'ensemble permettant d'arriver à des conclusions d'ordre général ne nous paraît avoir été réalisé. L'étude de la rétine, tout particulièrement, a été traitée avec soin par un certain nombre d'auteurs et je nommerai déjà : KRAUSE, CARRIÈRE, SCHULTZE, GREEFF, CAJAL, PAPPENHEIM, me réservant de donner une liste bien plus complète lorsque, ultérieurement, je ferai l'historique de leurs travaux. Certains, parmi ces travaux, sont déjà anciens, effectués selon des méthodes histologiques pour lesquelles un perfectionnement appréciable a été réalisé depuis. Le plus grand nombre est constitué par des mémoires relativement courts, ne s'adressant qu'à un petit nombre d'espèces. Aussi, tout en tenant un compte aussi exact et précis que possible des résultats de mes devanciers, la partie morphologique de mes recherches a pour but de coordonner ces résultats, dans une certaine mesure de les vérifier et, surtout, de les compléter par des observations sur les mêmes espèces et sur d'autres individus non encore étudiés à cet égard.

Nos connaissances sur la physiologie de la vision chez les Poissons sont dues aux travaux relativement récents de BEER, SCHEURING, SICHERER, ROCHON-DUVIGNEAUD, CHIARINI à qui l'on doit des observations sur la réfraction, l'accommodation, l'étendue des champs de vision, la sensibilité de la rétine à la lumière.

J'ai repris ces observations en employant des méthodes souvent différentes. Mes conclusions complètent et généralisent dans certains cas les conclusions des précédents auteurs ; dans d'autres cas, elles s'y opposent d'une manière complète.

Enfin, depuis ces dernières années surtout, l'étude de la psychologie comparée, science relativement récente, a orienté les biologistes vers des recherches d'ordre expérimental sur le comportement des animaux et leurs fonctions sensorielles. Les réactions visuelles, chez les Poissons en particulier, ont été étudiées selon les méthodes d'expérimentation que j'indiquerai plus loin et ont apporté une contribution importante à l'étude de la physiologie et de la biologie de la vision. Comme suite à ces travaux de biologie expérimentale, je me propose de donner quelques indications sur l'habitat et le comportement des Poissons dans le milieu où ils vivent normalement et de chercher quels rapports il est possible d'établir entre leur mode de vie et leurs aptitudes visuelles.

Mon travail se compose donc de trois parties principales. La première, réservée à la morphologie de l'œil chez les Poissons osseux, comprend l'étude détaillée de l'œil d'une espèce choisie parmi les plus communes de nos pays : la Truite, *Salmo fario* L. Je considère la structure de cet œil comme le type de l'organisation de l'œil chez les Poissons osseux. Les différentes tuniques du globe oculaire (rétine, choroïde, sclérotique) sont décrites. La rétine fait l'objet des observations les plus étendues. Des descriptions sont aussi données de l'appareil dioptrique (cornée, cristallin, corps vitré). Le chiasma des nerfs optiques est également étudié.

La structure des yeux, et particulièrement celle de la rétine, nous a paru présenter des modifications sensibles d'une famille de Poissons à une autre et même d'un genre à un autre ; c'est pourquoi l'étude de la structure type est suivie de l'histologie comparée des yeux chez quarante espèces environ réparties parmi les principales familles qui constituent la faune ichthyologique des cours d'eau ou des côtes de notre pays.

L'attention est tout particulièrement attirée sur les variations de la rétine, non seulement parce que cette région est, comme je l'ai déjà indiqué, celle qui présente les variations les plus accusées, mais encore parce qu'elle joue un rôle prépon-

dérant dans la physiologie de la vision, et que, au cours des observations d'ordre physiologique et biologique, j'ai souvent à rappeler et à comparer la structure histologique des rétines des différentes espèces.

La deuxième partie de mon travail comprend l'exposé de techniques qui, appliquées à l'étude de la réfraction de l'accommodation et de l'étendue des champs de vision chez une vingtaine d'espèces, permettent d'établir des conclusions d'ordre général sur le mécanisme de la vision chez les Poissons osseux. De la lecture des coupes histologiques, j'essaie de tirer des indications sur les variations de l'acuité visuelle d'une espèce à une autre et, chez une même espèce, les variations de cette acuité dans les différentes régions de la rétine. Enfin, les modifications morphologiques et chimiques que j'observe dans la rétine par l'action de la lumière et de l'obscurité, me permettront de confirmer et d'étendre, en donnant des preuves précises, les conclusions de mes devanciers quant à la sensibilité de la rétine à la lumière.

Les observations sur l'habitat et le comportement des Poissons viennent compléter les études précédentes d'ordre physiologique et morphologique ; et j'essaie de chercher à quel point se réalise l'adaptation, quel rapport existe entre les aptitudes visuelles et le mode de vie des Poissons de surface et des Poissons de fond, des Poissons chasseurs et des Poissons aux déplacements restreints, des Poissons nocturnes ou cavernicoles et des Poissons à *fovea*.

Ces quelques observations constitueront la troisième partie de mes recherches, troisième partie intimement liée aux précédentes et constituant avec elles un travail d'ensemble sur la vision chez les Poissons, travail que je me suis efforcée de rendre aussi documenté que possible et que je me propose de compléter encore par des recherches ultérieures.

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

CHAPITRE PREMIER

TECHNIQUE

Les indications qui vont suivre se rapportent uniquement à la partie morphologique de mon travail. La physiologie de la vision demande des méthodes d'observation si spéciales et si variées que je me réserve d'indiquer la technique employée au début de chacun des chapitres réservés à l'étude du mécanisme de la vision. Ici, je n'indique que les procédés histologiques que j'ai appliqués à l'étude de la structure des yeux des quarante Téléostéens qui ont constitué mon matériel de travail.

Les individus sacrifiés dans ce but ont toujours été choisis parmi des adultes, de manière à ne décrire ensuite que des structures définitives et non des organes en cours de développement.

Un grand nombre de fixations ont été faites immédiatement après la capture des individus dans leur milieu habituel ; cependant, si leur utilisation a été précédée d'un séjour plus ou moins prolongé en aquarium, je me suis efforcée de réaliser dans ces derniers un éclairage d'intensité autant que possible égale à l'éclairage des milieux fréquentés habituellement par les Poissons étudiés. Ces précautions ont eu pour effet d'éviter, ou tout au moins d'atténuer pour une large part, les modifications morphologiques que peut causer dans la rétine les variations de l'intensité des rayons lumineux susceptibles de l'impressionner.

Les fixations ont été faites le plus souvent à l'aide des liquides de Bouin, quelquefois au *Zenker* ou au *Flemming*. Le *Bouin* me paraît préférable aux deux autres parce que, tout en fixant aussi bien, il ne demande pas de traitements ultérieurs, tels des lavages répétés, qui peuvent, par leur effet mécanique, entraîner la désagrégation des pièces fixées, la rétine étant une membrane mince, fragile, très facile à séparer du fond de l'œil. Enfin le *Bouin*, par sa pénétration facile, permet la fixation de pièces assez volumineuses comme des yeux en place dans leur orbite.

Il est intéressant, en effet, de fixer les yeux sans les retirer de l'orbite : on peut ainsi mettre en évidence certaines particularités de la cavité orbitaire et conserver, d'une manière précise, l'orientation des différentes parties de l'œil.

Afin d'assurer la fixation convenable des parties les plus internes du globe oculaire, il est prudent d'injecter dans le corps vitré, à l'aide d'une seringue ordinaire, quelques gouttes du liquide fixateur.

Les inclusions ont été faites soit à la paraffine, soit au collodion pour les coupes totales du globe oculaire et de l'orbite, soit à l'aide du procédé mixte collodion-paraffine selon le procédé de FIELD et MARTIN, amélioré par M. SEMICHON, qui a bien voulu me le communiquer. Le principe de cette méthode est de remplacer l'huile de cèdre par le camphre qui assure la pénétration totale de la pièce à inclure par le mélange collodion-paraffine. La pièce d'abord imprégnée de paraffine camphrée est ensuite transportée dans de la celloidine saturée de camphre ; le durcissement du bloc s'opère dans un bain de chloroforme camphré. Les dépigmentations ont été pratiquées à l'aide d'acide chromique en solution aqueuse à 20/0 ou, mieux encore, selon la méthode de MAYER à l'aide de chlore naissant en solution alcoolique. Ce deuxième procédé permet une décoloration plus rapide et présente aussi l'avantage de ne pas entraîner le décollement des coupes. Toutefois, lorsque le pigment rétinien se montre particulièrement dense, j'ai observé qu'après un séjour de 24 heures en solution alcoolique de chlore la zone pigmentée se montre remplacée par une teinte bleu foncé, qui disparaît après immersion de quelques heures dans la solution aqueuse d'acide chromique. C'est pourquoi il

m'est arrivé d'appliquer successivement ces deux procédés aux mêmes coupes et, cela, toujours avec succès.

Pour les colorations, je me suis adressée aux solutions à base d'hématoxyline : Hémalun acide, Hémalun à la glycérine, Hématoxyline au fer de Heidenhain, au bleu de méthyle-éosine de Mann, au trichromique de Cajal. Pour l'étude de la rétine les meilleurs résultats m'ont été donnés par la méthode au bleu de toluidine, éosine, orange G. Un séjour prolongé (24 heures environ) dans la solution aqueuse d'éosine et d'orange G, à raison de 1 gramme de chacun de ces colorants pour 100 grammes d'eau, permet d'obtenir des coupes où les segments externes des cônes et des bâtonnets sont colorés en rouge vif, et se distinguent d'une manière très nette des autres éléments cellulaires de la rétine dont le protoplasme se présente avec une teinte gris bleu et les noyaux avec une teinte bleu foncé.

Je n'ai appliqué ce procédé de coloration qu'aux coupes à la paraffine. La différenciation des teintes se faisant à l'alcool absolu, son usage est par suite interdit en ce qui concerne les coupes au collodion. Ces dernières ont toutes été colorées à l'Hémalun acide de Mayer.

Pour l'étude du ligament suspenseur du cristallin et de la campanule de Haller, je me suis adressée à la méthode de Mallory : coloration à la fuschine acide, bleu de méthyle, orange G en solution acidifiée par l'acide oxalique, différenciation par l'acide phosphomolybdique.

L'étude de la rétine a été en partie faite après imprégnation au chromate d'argent, selon la méthode de Golgi modifiée par Cajal. Selon Cajal, les pièces doivent être immergées 3 jours, à la température de 18°-20°, dans un mélange en parties égales de bichromate de potassium à 3 0/0 et d'acide osmique à 1 0/0. Après lavage à l'alcool elles sont placées 12 heures au moins dans une solution de nitrate d'argent à 0,75 0/0. Cette méthode ne m'a donné de bons résultats qu'en prolongeant d'un jour et même de deux le séjour dans la solution de bichromate et d'acide osmique et en faisant subir à la même pièce deux séries successives de l'ensemble des manipulations indiquées par Cajal, qui, lui-même, a reconnu que, dans certains cas, une seule imprégnation est insuffisante.

CHAPITRE II

MORPHOLOGIE DE L'ŒIL DE SALMO FARIO L.

Je me propose ici de donner une description d'ensemble et aussi complète que possible de l'œil de la Truite commune, dans le but d'établir un type de structure des yeux chez les Poissons osseux.

Je me suis adressée à *Salmo fario* L. d'abord parce que, cette espèce étant parmi les plus communes des eaux douces de nos régions, il m'a été possible de disposer d'un assez grand nombre d'exemplaires vivants qui m'ont fourni un matériel suffisant pour l'étude morphologique complète, l'étude de la réfraction, de l'étendue des champs de vision, de l'acuité visuelle.

Le comportement de cette espèce, aussi bien en rivière qu'en aquarium où il est facile de l'acclimater et de l'observer aisément, permet de conclure qu'elle est, parmi les Poissons osseux, une des mieux douées sous le rapport des aptitudes visuelles. C'est, là encore, une des raisons de mon choix.

Enfin, il ne m'a point paru qu'aucun auteur ait fait un travail d'ensemble sur les yeux de cette espèce. En l'étudiant, j'aborde un terrain propre à me fournir des observations nouvelles, que je puis ensuite comparer aux documents déjà fournis sur les yeux de Téléostéens précédemment décrits.

Dans cette étude, après de brèves indications sur la morphologie macroscopique des yeux, j'aborde l'étude histologique du globe oculaire et je décris quelques particularités de l'orbite, particularités propres à jouer un rôle dans la physiologie de la vision. Le chiasma des nerfs optiques est également décrit.

Cette étude n'est point précédée d'un exposé historique des travaux épars sur l'œil de la Truite. Je me réserve de mentionner ces travaux au cours de l'exposé de mes observations personnelles pour chaque région de l'œil à laquelle ils ont été consacrés.

I

Position, forme et dimensions des yeux.

Chez *Salmo fario* les yeux sont placés assez latéralement de chaque côté de la tête : chez un exemplaire adulte de 22 centimètres de longueur les ouvertures orbitaires forment en avant du museau un angle de 60 degrés. Ces yeux sont assez rapprochés du sommet de la tête : la partie externe et supérieure du globe oculaire étant, chez l'animal déjà cité, distante du sommet du crâne de 75 millimètres seulement.

Ces yeux sont légèrement proéminents, ils forment, chez les animaux placés dans l'eau, une saillie maximum de 3 millimètres environ. C'est grâce à cette saillie que la capsule cornéenne et l'orifice pupillaire peuvent être aperçus, soit que l'on regarde la tête de l'animal par le sommet, face au museau, ou face à la partie ventrale de la mâchoire inférieure.

Ces yeux sont grands, le diamètre de la partie externe chez un individu de 20 centimètres de longueur atteint 11 millimètres. La papille, très légèrement ovalaire, avec une pointe dirigée en avant offre un diamètre vertical de 3 millimètres et un diamètre horizontal de 4 millimètres. L'iris jaunâtre et brillant montre une pigmentation assez accusée dans la région supérieure.

Le repli conjonctival, tapissé d'une muqueuse pigmentée du côté de l'orbite, blanchâtre du côté de l'œil, atteint une profondeur de 2 millimètres environ. Cette profondeur se maintient sensiblement constante sur tout le pourtour de l'œil.

L'œil retiré de l'orbite se montre aplati latéralement : le diamètre antéro-postérieur égale 10 millimètres, le diamètre dorso-ventral : 12 millimètres.

Le nerf optique pénètre un peu au-dessous du plan équatorial transversal et dorsalement par rapport au plan transversal vertical.

Sur le pourtour de la cupule postérieure du globe oculaire, il est possible d'apercevoir les points d'insertion des quatre muscles moteurs oculaires. Deux viennent s'attacher à la partie supérieure en des points très voisins. Un autre présente une

insertion élargie sur le segment antérieur. Le quatrième s'attache ventralement au-dessous du point de pénétration du nerf optique (voir fig. 1).

La membrane protectrice du globe oculaire se montre tantôt mince et brillante ou pigmentée, tantôt épaisse, rigide et blanchâtre. Cette dernière zone forme un anneau prolongeant l'iris et une plaque dans le voisinage du nerf optique. Nous verrons ultérieurement que ces zones épaisses correspondent aux parties cartilagineuses de la sclérotique. Le nerf optique présente une section arrondie de diamètre voisin de 1 millimètre.

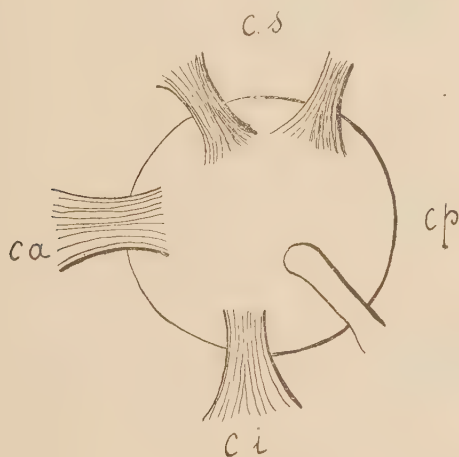


Fig. 1. — Globe oculaire entier vu par la face interne ou postérieure pour montrer le point de pénétration du nerf optique et les points d'insertion des muscles moteurs oculaires. — *ca* = côté antérieur ; *ci* = côté inférieur ; *cp* = côté postérieur ; *cs* = côté supérieur.

Le globe oculaire ouvert par le milieu montre une capsule antérieure avec le cristallin sphérique de 3 mm. 5 de diamètre, maintenu immobile par un ligament suspenseur de 1 millimètre environ de longueur et un procès falciforme une fois et demie plus long. Le procès falciforme se distingue du vitré dans lequel il baigne par les plaques de pigment qui le recouvrent en partie. Ligament suspenseur et procès falciforme sont situés dans le voisinage du diamètre vertical de l'œil, le premier à la partie supérieure, le deuxième ventralement. Je reviendrai ultérieurement sur l'anatomie de ces formations qui, de par

leurs faibles dimensions, ne peuvent que difficilement être étudiées macroscopiquement. L'iris forme une couronne complète de 2 millimètres environ de largeur.

La cupule postérieure se montre tapissée uniformément par la rétine, membrane rosée à la surface de laquelle il est possible de voir quelques vaisseaux sanguins rayonnant autour du point d'émergence du nerf optique. La papille de ce nerf se décèle sous l'aspect d'un léger bourrelet circulaire blanchâtre.

II

Membranes protectrices.

a) La sclérotique.

La sclérotique recouvre très exactement le pôle postérieur mais sa structure varie suivant les régions considérées.

J'ai indiqué (voir p. 13) que cette membrane se montre à l'examen macroscopique tantôt épaisse et blanchâtre, tantôt

mince et brillante et que la partie épaisse correspondait à une zone cartilagineuse.

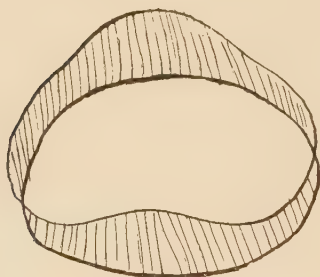


Fig. 2. — Schéma de l'anneau scléral cartilagineux.

Cette zone s'étend tout autour du globe oculaire formant une bande de 3 millimètres environ de largeur. Cette largeur n'est, du reste, pas constante en tous les points considérés. Elle est légèrement accrue dans les régions correspondant aux points extrêmes du diamètre horizontal

de l'œil (voir fig. 2). Dans ces mêmes régions, son épaisseur et, par suite, sa rigidité, sont plus marquées. D'une manière générale toutefois, le maximum de rigidité pour chaque région est localisé à la région la plus proche de la cornée.

Une autre plaque cartilagineuse, sensiblement circulaire, de un millimètre de diamètre environ, s'observe dans le voisinage du nerf optique. Je désignerai cette formation sous le nom de *plaque centrale*.

La partie en apparence brillante ou pigmentée de la sclérotique s'étend entre ces plaques cartilagineuses. Elle correspond aux régions fibreuses qui, minces et transparentes, laissent voir le pigment et le tapis choroïdien.

Des coupes verticales et transversales de l'œil montrent que l'anneau cartilagineux périphérique correspond au point d'insertion des muscles moteurs de l'œil. Aux points de contact entre les parties cartilagineuses et fibreuses on voit la lame

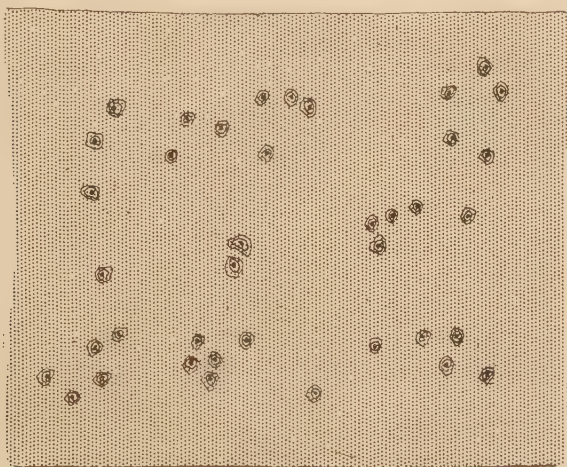


Fig. 3. — Fragment de l'anneau scléral cartilagineux ; — région où l'anneau atteint son maximum d'épaisseur. $\times 192$.

fibreuse s'écarter et envoyer de chaque côté de la plaque cartilagineuse des faisceaux de sa propre substance (voir fig. 4).

La zone cartilagineuse périphérique atteint une largeur de 300 μ . Elle est formée d'un cartilage à éléments nucléés peu nombreux et de taille réduite et où, par suite, domine la substance fondamentale. Toutefois les noyaux les plus nombreux s'observent au centre de la lame (voir fig. 3).

La zone fibreuse est constituée de faisceaux orientés tangentiellement par rapport à la surface du globe oculaire et parallèlement les uns par rapport aux autres. Ils sont parfois faiblement onduleux. Les éléments nucléés y sont rares. Le diamètre des fibres augmente aux points de contact avec le cartilage ; à ce même point, les fibres, de par l'écartement qu'elles subis-

sent, perdent leur disposition parallèle et constituent alors une capsule qui vient épouser la forme arrondie du bord de la lame de cartilage.



Fig. 4. — Portion de sclérotique fibreuse et contact entre la sclérotique fibreuse et la sclérotique cartilagineuse; c = cartilage; f = région fibreuse. $\times 192$.

Une augmentation d'épaisseur s'observe dans le voisinage du nerf optique, un amincissement se produit au niveau de la glande choroidienne.

Enfin, dans cette région, tout pigment et toute vascularisation font défaut.

b) *Le pli conjonctival.*

J'ai déjà indiqué l'existence continue de ce pli tout autour de la partie externe du globe oculaire et j'ai fait connaître ses principaux caractères macroscopiques (voir p. 14).

Il constitue une zone de transition entre la peau des régions périoculaires et l'épithélium cornéen, toute trace de paupières faisant défaut.

Sur les coupes, il correspond au niveau de l'iris. Il est tapissé par un épithélium, à cellules banales, de formes irrégulières, polygonales ou arrondies le plus souvent, et disposées sur une ou deux assises — une sur la paroi la plus proche des régions périoculaires — deux sur la paroi appliquée contre le globe oculaire. Au-dessous s'étendent une basale importante et une bande conjonctive de texture très lâche.

Cet épithélium se met en contact avec les épithéliums de la cornée et de la peau, sans transition nette, mais par augmentation graduelle du nombre de ses assises et accroissement de la taille de ses cellules. Toutefois les cellules glandulaires muqueuses fréquentes dans les parties avoisinantes de la cornée et surtout de la peau font complètement défaut, tant sur les parois que dans le fond du pli conjonctival.

c) La cornée.

Elle présente dans son épaisseur deux régions principales très nettes : une interne ou continuation de la sclérotique cartilagineuse, une externe ou prolongement de la peau sur la partie externe du globe oculaire.

L'épaisseur totale de la cornée est variable suivant les différentes régions. Au niveau des procès ciliaires elle est de 500 μ . A la base de l'iris, elle n'est plus que de 300 μ , enfin, en face de la pupille elle mesure 250 μ environ.

La partie interne est en contact immédiat, à son origine, avec la périphérie de la sclérotique, sur les bords supérieur et inférieur de laquelle elle envoie des prolongements fibreux et sur une longueur égale au tiers environ de la largeur de l'anneau cartilagineux scléral. Ces fibres s'unissent ensuite en avant de la sclérotique, se multiplient et constituent au-dessus des procès-ciliaires un amas important occupant en ce point la presque totalité de la largeur de la cornée. A ces fibres viennent s'en adjoindre d'autres, qui prennent leur origine au niveau des capsules olfactives, mais ces fibres constituent chez la Truite un faisceau très mince (voir fig. 25).

Après avoir dépassé le niveau de l'iris, ces fibres se tassent, diminuent de nombre. Elles constituent le tissu propre de la cornée : ce sont des fibres conjonctives à direction parallèle et réunies entre elles par d'autres fibres conjonctives moins importantes et dont la direction est à peu près perpendiculaire à celle des précédentes. Cette disposition rappelle ce que l'on observe fréquemment dans la texture du tissu conjonctif dermique des Vertébrés inférieurs.

Cette région profonde, lamellaire, est surmontée, du côté externe, par l'épithélium cornéen, épithélium stratifié dont le

nombre des assises est variable. Il atteint son maximum, 8 environ, en regard des procès-ciliaires. Les cellules profondes sont cylindriques, à gros noyaux, elles sont surmontées d'éléments polygonaux et isodiamétriques, passant graduellement à des éléments du type pavimenteux répartis en trois assises environ. A ce niveau, il est fréquent de voir les strates épithéliales s'écarter pour délimiter des espaces occupés par de grosses cellules muqueuses caliciformes. A mesure que l'on se rapproche du centre de la capsule cornéenne, le nombre des strates diminue, de même que les dimensions des cellules. En face de l'orifice pupillaire, on ne compte plus que trois ou quatre assises. De plus, tout élément glandulaire fait défaut (voir fig. 25).

Cet épithélium est limité du côté interne par une basale mince dont l'épaisseur, assez variable suivant les régions, ne dépasse pas 5 μ . Elle paraît homogène sur les coupes colorées par les méthodes que j'ai précédemment indiquées.

Entre les fibres qui constituent le tissu propre de la cornée, il est possible, ainsi que je l'ai indiqué plus haut, de voir des fibres dont la direction serait perpendiculaire à celle des précédentes. Certaines de ces fibres sont sans doute de simples fibres d'anastomose, de même nature que les fibres parallèles, mais d'autres, de morphologie à peu près identique, bien que douées d'une moins forte colorabilité, me paraissent devoir être assimilées aux fibres élastiques qui unissent les basales des épithéliums antérieur et postérieur. Ces fibres élastiques, appelées fibres suturales par RANVIER, sont en général bien développées chez les Vertébrés inférieurs. RANVIER en a fait une étude spéciale chez la Raie où elles sont particulièrement développées.

Dans les intervalles que laissent entre elles ces fibres, il est possible de reconnaître des éléments cellulaires, assez peu nombreux, à forme mal définie, à noyau réduit. Ce sont des cellules fixes de la cornée qui me paraissent devoir être rapprochées des cellules fixes du type membraniforme de la cornée des Vertébrés supérieurs. Ces cellules peuvent être mises en évidence par les colorations ordinaires : hématoxyline au fer, éosine ; ou bien bleu de toluidine, éosine, tanin orange, mais avec un séjour prolongé, 24 heures au moins, dans la solution d'hématoxyline ou d'éosine tanin orange.

Je rappelle ici, qu'OVIO (191), par une technique analogue obtint de bons résultats dans l'étude du tissu propre de la cornée.

Du côté interne, la cornée est limitée par un épithélium uni-stratifié, formé de cellules polygonales aplaties tangentielle-ment. Cet épithélium est séparé du tissu propre de la cornée par une basale mince, difficile à colorer. Cette basale me paraît l'homologue de la membrane de DESCOMET de la cornée des Vertébrés supérieurs et dont la présence chez les Poissons est discutée.

III

Membrane vasculaire ; la choroïde.

La choroïde, qui double intérieurement la sclérotique, présente avec cette dernière des points de connexion variables suivant la région considérée du globe oculaire. Ses variations d'épaisseur et quelques-unes de ses différentes parties sont visibles au simple examen macroscopique ; le globe oculaire, ouvert suivant le plan équatorial, montre des parois assez épaisses : un millimètre environ. Cette épaisseur est presque entièrement constituée par la lame moyenne, c'est-à-dire par la choroïde.

Dans cette lame moyenne on observe successivement : contre la sclérotique une membrane mince, une autre membrane de mêmes dimensions, pigmentée ou brillante, appliquée contre la rétine ; entre ces deux formations, on peut voir des poches sanguines particulièrement développées au contact du nerf optique ; enfin, dans la même région est une cavité remplie d'un liquide incolore et fluide, cavité qui, à son niveau, semble supprimer toute adhérence entre la sclérotique et la choroïde. Il est à noter que la partie de cette poche en contact avec la sclérotique est dépourvue de pigment.

Si l'on enlève la sclérotique d'un œil fraîchement exorbité, on voit le pôle postérieur de cet œil recouvert d'une capsule noire, brillante en quelques points et, sur cette capsule, deux masses sanguines dont l'épaisseur est plus accentuée près du nerf optique et va en diminuant du côté de l'*ora serrata*. Ces deux masses ont quelque peu la forme de deux triangles isocè-

les accolés par leur base, dont les angles aigus seraient tournés vers la périphérie du globe oculaire et dont les hauteurs seraient dans le voisinage du plan médian vertical de l'œil. La masse placée au-dessus du nerf optique est la plus développée. Ce sont là les principales particularités qu'il est possible d'observer par une dissection fine de l'œil d'un animal fraîchement tué.

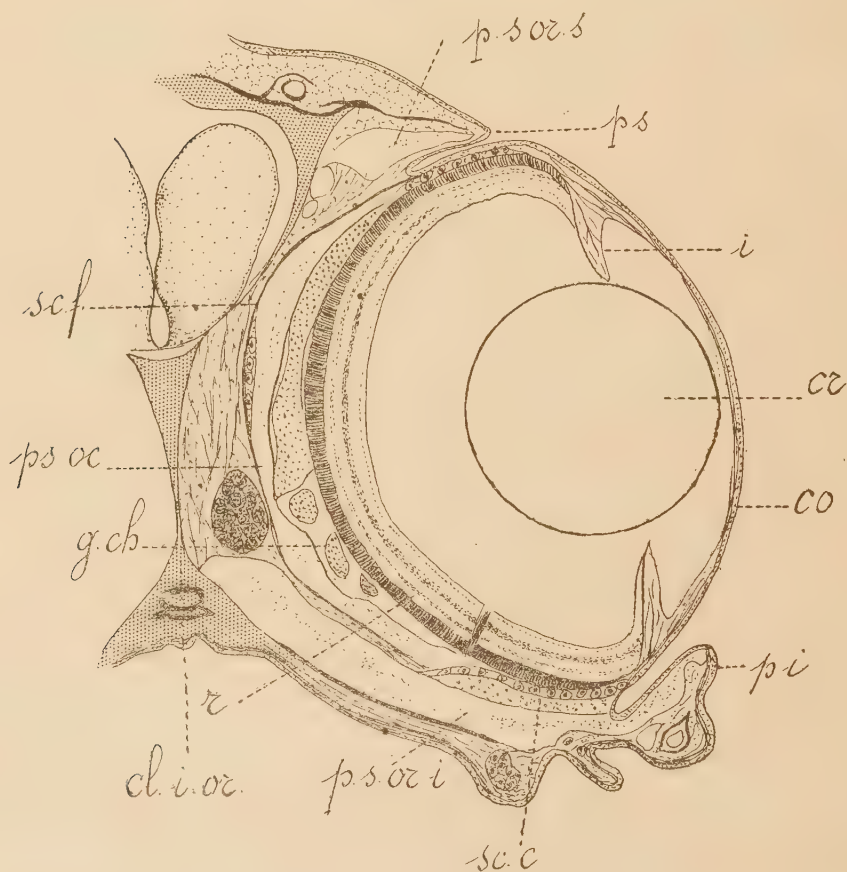


Fig. 5. — Coupe verticale d'un œil de *Salmo fario* de 60 millimètres.
cl. i. or. = cloison interorbitaire ; *co.* = cornée ; *cr.* = cristallin ; *g. ch.* = glande choroïdienne ; *p. i.* = paupière inférieure ; *p. s.* = paupière supérieure ; *p. s. o. c.* = poche séreuse intraoculaire ; *p. s. o. r. i.* = poche séreuse orbitaire inférieure ; *p. s. o. r. s.* = poche séreuse oculaire supérieure ; *r.* = rétine ; *sc. c.* = sclérotique cartilagineuse ; *sc. f.* = sclérotique fibreuse. $\times 22$.

Sur des coupes d'yeux entiers, coupes pratiquées dans le plan vertico-transversal chez un exemplaire jeune, de 60 millimètres environ de longueur — un exemplaire de cette taille a été choisi parce que les dimensions encore réduites des yeux permettaient de faire à la fois des coupes totales de l'organe et des coupes de 4 à 5 μ environ — sur ces coupes, la choroïde montre au fond de l'œil une épaisseur de 400 μ qui décroît ensuite peu à peu à mesure que l'on se rapproche du bord du globe oculaire ; à 1 millimètre de l'*ora serrata* cette épaisseur n'est plus que de 200 μ environ (voir fig. 5).

Sur ces mêmes coupes on peut distinguer quatre régions principales : la région cavitaire appliquée contre la choroïde, puis, se rapprochant de la rétine, une mince couche pigmentée, une région très fortement vascularisée et enfin une mince zone fibreuse pigmentée et traversée encore par quelques vaisseaux sanguins.

a) La *région cavitaire* débute près du point de contact des parties fibreuses et cartilagineuses de la sclérotique ; son diamètre transversal s'accroît peu à peu et atteint son maximum près du nerf optique qui la traverse. Il semble donc, sur les coupes passant par le plan du nerf optique, que l'on ait à faire à deux cavités situées de part et d'autre de ce nerf, la cavité inférieure étant la plus réduite. Cette disposition n'est qu'une apparence. Des coupes en série permettent bien de conclure à l'existence d'une cavité unique (voir fig. 6).

Cette cavité est entourée d'un endothélium mince étroitement appliqué contre la sclérotique fibreuse d'une part et, contre la lame pigmentée d'autre part. Elle engaine le nerf optique aux points de sa pénétration (voir fig. 6). Après fixation par le Bouin, le Zenker, le Flemming, on constate, sur les coupes, que cette cavité contient un fin précipité granuleux, analogue à celui que l'on observe après l'action des mêmes fixateurs dans la chambre antérieure de l'œil. Ce précipité me paraît dû à la coagulation des substances dissoutes dans le liquide de la cavité par l'action des fixateurs déjà cités. Sur un œil frais et de grande taille, ce liquide est assez abondant pour pouvoir être recueilli : il est incolore, très fluide et, sous l'action du bleu de bromo-thymol, il prend une teinte jaune verdâtre ce qui est l'indice d'une réaction faiblement alcaline. L'existence de

cette formation à l'intérieur de la choroïde me paraît constante, ainsi que je l'indiquerai ultérieurement, chez un très grand nombre de Téléostéens. Elle a été récemment signalée pour la première fois par mon maître le Dr A. ROCHON-DUVIGNEAUD et moi-même (218) dans l'œil d'une espèce voisine de la Truite commune : *Salmo fontinalis* Mitchill. Nous lui avons donné le nom de *poche séreuse*.

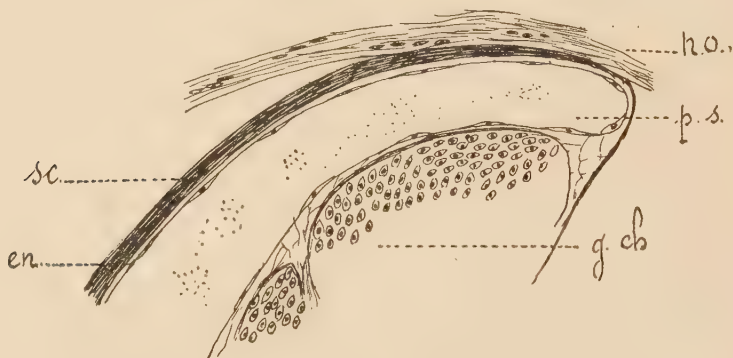


Fig. 6. — Fragment de la poche séreuse choroïdienne, au point de contact avec le nerf optique.

en. = endothélium ; g. ch. = glande choroïdienne ; p. s. = poche séreuse ; n. o. = nerf optique ; sc. = sclérotique. $\times 320$.

b) La zone pigmentée moyenne s'étend sur toute la surface de la choroïde. Son épaisseur totale est réduite ; elle est constituée

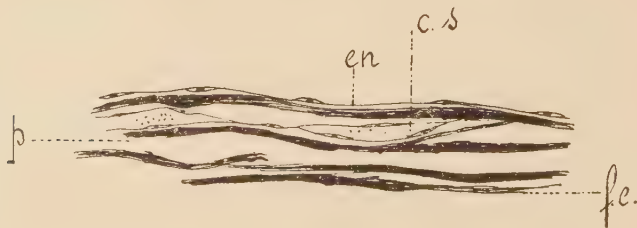


Fig. 7. — Portion de la zone pigmentée moyenne de la choroïde.

c. s. = cavité séreuse ; en. = endothélium ; f. e. = fibre élastique ; p. = pigment. $\times 320$.

par des lames conjonctives disposées en feuillets parallèles faiblement onduleux, au nombre de deux ou trois, reliés entre eux par des fibres d'anastomose. Ces fibres sont épaisses et chargées de pigment réparti en de grosses cellules polygones.

Elles sont souvent revêtues d'un mince endothélium délimitant des cavités de faibles dimensions où l'on peut voir un liquide analogue à celui des poches séreuses (voir fig. 7).

Cette zone paraît être l'homologue de la couche pigmentaire externe encore appelée *lamina fusca* et *supra choroïdea* des Mammifères et de l'Homme.

c) La *région vascularisée* comprend la *glande choroïdienne*, formation spéciale aux Poissons osseux et constituée par un réseau admirable dont j'ai déjà indiqué la forme et la situation.

Elle provient de l'artère ophthalmique et envoie un certain

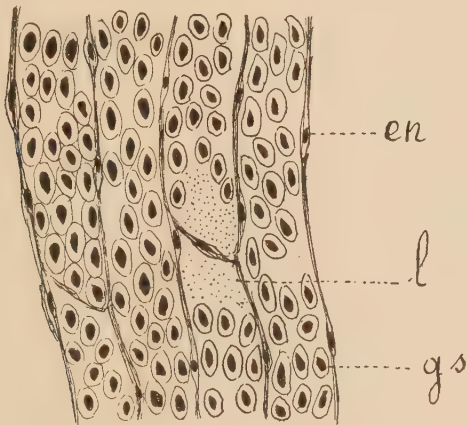


Fig. 8. — Portion de glande choroïdienne située près du nerf optique.
en. = endothélium ; *g. s.* = globule sanguin ; *l.* lymphé coagulée. $\times 870$.

nombre de ramifications dans les différentes régions de la choroïde. Le diamètre des vaisseaux est le plus souvent réduit. Entre ces vaisseaux il est possible d'en observer d'autres de diamètre sensiblement égal et remplis de lymphé. Enfin des tractus conjonctifs peuvent pénétrer entre les vaisseaux et divisent ainsi la glande choroïdienne en lobules d'importance variable. Ces tractus conjonctifs se chargent parfois de pigment (voir fig. 8).

Il me paraît possible de rapprocher cette région de la couche des vaisseaux ou *lamina vasculosa* des Vertébrés supérieurs ou tout au moins de la partie supérieure de cette couche : celle des gros vaisseaux ou tunique vasculaire de Haller.

d) La *troisième tunique* ou *couche chorio-capillaire* est consti-

tuée par un ensemble de fibres conjonctives orientées parallèlement et recouvrant la surface de la rétine. Elles envoient entre elles des fibres d'anastomose dont l'orientation est très variable. Ces fibres délimitent des espaces logeant des vaisseaux sanguins de diamètre relativement faible et dont les parois tantôt épaisses, tantôt minces, permettent de supposer la présence d'artères et de veines. Les plus gros vaisseaux sont les plus proches de la glande choroïdienne (voir fig. 9).

Du côté de la rétine, les fibres conjonctives deviennent plus

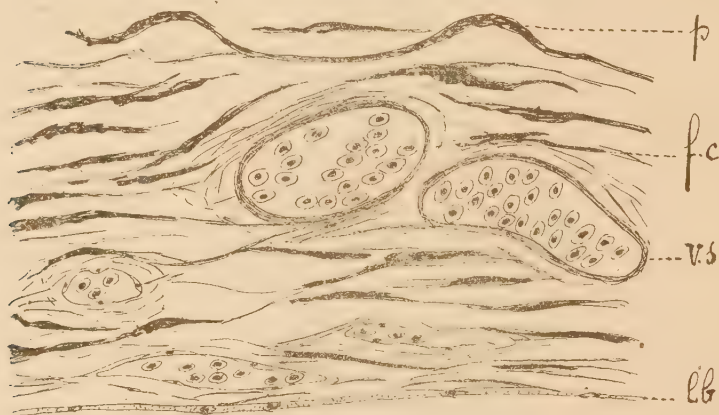


Fig. 9. — Chorio-capillaire, région située dans le voisinage de l'axe optique.
f. c. = fibre conjonctive ; l. b. = lame basilaire ; p. = pigment ; v. s. =
vaisseau sanguin $\times 320$.

nombreuses et plus serrées et délimitent des espaces réduits logeant des capillaires nombreux et de faible diamètre. Ces fibres conjonctives sont recouvertes en général de cellules pigmentaires. A la périphérie de cette zone est une couche cellulaire et fibreuse caractérisée par des cellules dont le protoplasme renferme de fins cristaux brillants renvoyant la lumière par réflexion. Cette région correspond au tapis choroïdien. Chez la Truite, l'*argentea* est très réduite.

Enfin la région chorio-capillaire est limitée, du côté de la rétine, par une fine lame conjonctive à éléments nucléés très rares que l'on peut rapprocher de la lame basilaire de HENLE ou membrane élastique de KÖLLIKER.

Ainsi, en raison de ses dimensions, la choroïde constitue

une formation importante de l'œil des Téléostéens. Il est possible d'homologuer, dans une certaine mesure, ses différentes parties aux régions décrites dans la choroïde des Vertébrés supérieurs. Toutefois, elle se distingue de cette dernière par l'existence de la glande choroïdienne et de la poche séreuse sous-sclérale, formations qui subissent des variations morphologiques assez accusées dans les différents groupes de Téléostéens, ainsi que je le montrerai ultérieurement.

IV

La rétine.

La rétine se présente macroscopiquement sous l'aspect d'une membrane mince et de couleur blanchâtre particulièrement marquée autour du point d'émergence du nerf optique. A sa surface il est possible d'observer quelques rares vaisseaux sanguins très fins; il est difficile de savoir si ces vaisseaux appartiennent à la rétine ou à la couche hyaloïde. Toutefois, le très faible diamètre de ces vaisseaux donne à la surface de la rétine une apparence unie et lisse, ainsi que l'a constaté SZILY par l'observation du fond de l'œil de la Truite à l'aide de l'ophthalmoscope. Cette surface unie n'étant interrompue, sur l'image ophtalmoscopique, que par la trace massive de la campanule de HALLER (SZILY-236).

Je décrirai successivement la rétine proprement dite, c'est-à-dire la région adaptée à la vision — celle qui tapisse le fond du globe oculaire — et ensuite je donnerai des indications sur la rétine ciliaire ou région rétinienne située près de la base de l'iris.

1. RÉTINE PROPREMENT DITE.

Des coupes transversales de la rétine pratiquées en différents points montrent que cette membrane présente une épaisseur importante comparativement aux épaisseurs des rétines de la plupart des Vertébrés. Toutefois, cette épaisseur n'est pas constante; elle est de 280 μ près du point d'épanouissement du nerf optique; elle atteint 300 μ à 1 millimètre au-dessus,

c'est-à-dire dans le voisinage du centre optique de l'œil. Elle diminue ensuite progressivement mais, à 2 millimètres environ de l'*ora serrata*, elle est encore de 250 μ . On voit que le maximum d'épaisseur s'observe dans la région du centre optique.

Quelles que soient toutefois les variations d'épaisseur, il est

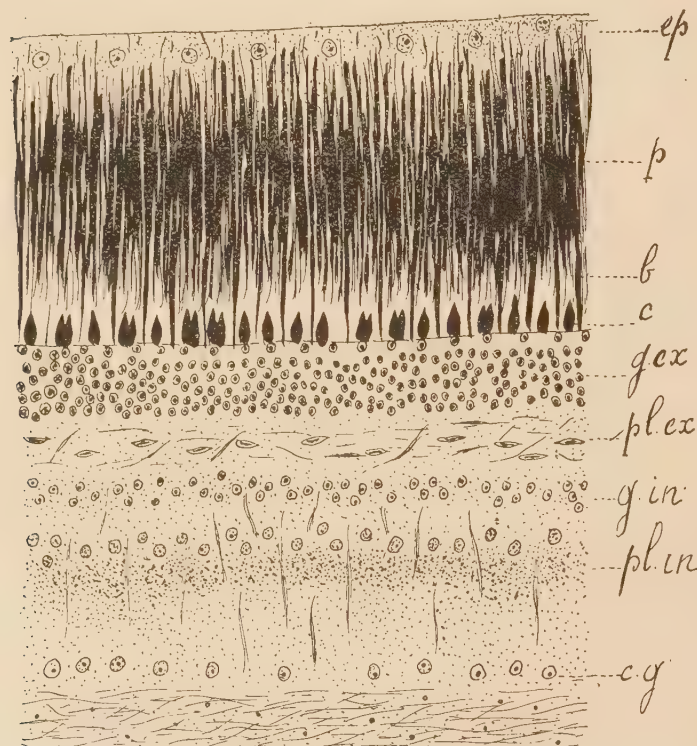


Fig. 10. — Coupe totale de la rétine dans une région voisine de l'axe optique. *b.* = bâtonnet ; *c.* = cônes ; *c. g.* = cellules ganglionnaires ; *e. p.* = épithélium pigmentaire ; *g. ex.* = couche des grains externes ; *g. in.* = couche des grains internes ; *pl. ex.* = couche plexiforme externe ; *pl. in.* = couche plexiforme interne. $\times 320$.

possible de retrouver partout la même structure histologique, structure dont l'étude permet de distinguer dans la rétine une série de couches superposées dont le nombre et la disposition rappellent l'histologie de la rétine des Vertébrés supérieurs. A ces différentes couches je conserverai donc le nom par lequel on a coutume de les désigner chez les Mammifères, par exem-

ple, et que SCHULTZE a été le premier à leur donner. Ce sont, depuis la membrane basilaire choroïdienne jusqu'au corps vitré :

- 1^o La couche de l'épithélium pigmentaire ;
- 2^o La couche des cônes et des bâtonnets ;
- 3^o La limitante externe ;
- 4^o La couche des grains externes ;
- 5^o La couche plexiforme externe ;
- 6^o La couche des grains internes ;
- 7^o La couche plexiforme interne ;
- 8^o L'assise des cellules ganglionnaires ;
- 9^o La couche des fibres nerveuses ;
- 10^o La limitante interne.

A côté de ces différentes assises, il faut citer les éléments de soutien qui les pénètrent presque en totalité et qui sont constitués par les fibres de MÜLLER (voir fig. 10).

a) Epithélium pigmentaire.

Sur une coupe transversale de la rétine, pratiquée parallèlement au sens de l'allongement du segment externe des cônes et des bâtonnets, l'épithélium pigmentaire s'étend sur une largeur de 130 μ , c'est-à-dire égale au tiers environ de la largeur totale de la rétine, son épaisseur est donc remarquable, de même que la densité du pigment qu'il supporte.

Cet épithélium est constitué par une assise unique de cellules longues et étroites : 4 à 5 μ de largeur sur 130 de longueur, sur une rétine normale. Le noyau se trouve localisé dans la partie de l'épithélium la plus voisine de la choroïde. Dans toutes les cellules, le noyau se rencontre au même niveau. Ils semblent tous répartis sur une ligne courbe qui doublerait la membrane périphérique de l'épithélium à une distance d'environ 6 à 7 μ . Ces noyaux ont une forme sphérique ou ovale. Leur diamètre est de 8 μ environ, ils montrent un contenu très granuleux et un ou deux nucléoles d'assez grande taille et colorés en noir par l'hématoxyline au fer. Autour de ces noyaux le protoplasme paraît plus dense qu'en tout autre région de la cellule. Il est le plus souvent difficile de voir la limite de deux cellules contiguës. Du côté des cônes et des bâtonnets, l'épithélium est continué par des prolongements fins et plus ou moins rectilignes, qui viennent occuper les espaces

laissés entre eux par le segment externe des cellules visuelles. Ils ne paraissent pas s'étendre au-dessous de la base de ce segment. Les prolongements d'une seule cellule pigmentaire correspondent au fond de l'œil à trois ou quatre cellules visuelles. Près de *Pora serrata*, les cellules pigmentaires diminuent de taille, les noyaux plus rapprochés offrent des dimensions plus réduites : 4 μ environ, les franges pigmentaires sont moins hautes, l'épaisseur totale de l'épithélium n'étant alors que de 110 μ . A ce niveau, il existe une cellule pigmentaire pour un et quelquefois deux cônes ou bâtonnets (voir fig. 11).

Le protoplasme des franges pigmentaires se montre clair, hyalin, faiblement colorable. Le pigment, dans un œil normal, c'est-à-dire n'ayant pas subi l'influence d'un éclairage dont l'intensité diffère de celui du milieu que fréquente habituellement la Truite, se trouve principalement localisé dans les prolongements de l'épithélium et atteint son maximum de densité dans la moitié inférieure de la longueur de ces prolongements. A ce niveau, le pigment se présente sous l'aspect de fines baguettes légèrement incurvées et effilées à leurs extrémités. Leur longueur est de 1 à 2 μ environ. Elles sont groupées par faisceaux dont l'importance varie suivant les différentes régions de la rétine. Les parties périphériques paraissent les plus riches en pigment, comparativement au fond de l'œil.

A l'intérieur même de l'épithélium pigmentaire, et dans toutes les parties de la rétine, la région des noyaux est pauvre en pigment, à tel point qu'il est possible d'étudier les caractères du noyau et de la couche protoplasmique qui l'entoure sans dépigmentation préalable. Toutefois, le pigment épars que l'on peut rencontrer à ce niveau se présente sous l'aspect de baguettes plus courtes que dans les franges ou encore sous l'aspect de granulations arrondies groupées en plages plus ou moins étendues (voir fig. 10).

Ce pigment se déplace facilement le long des franges pigmentaires sous l'influence des variations d'intensité lumineuse reçues par la rétine. Je reviendrai d'une manière plus étendue sur cette particularité dans l'étude de la sensibilité de la rétine à la lumière.

Tout autre substance, telle la guanine fréquente chez les Poissons de la famille des Cyprinidés ou les gouttelettes hui-

leuses des rétines de Batraciens, et que je signalerai ultérieurement chez deux Siluridés, paraissent faire défaut à l'œil de la Truite.

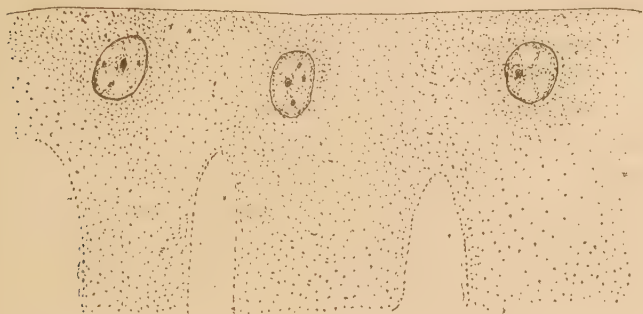


Fig. 44. — Epithélium pigmentaire de la rétine de *Salmo fario* région périphérique, au fond de l'œil. $\times 900$.

b) La couche des cellules visuelles.

Chez la Truite les deux sortes de cellules visuelles, cônes et bâtonnets, sont représentées.

a) Les cônes. — Les cônes atteignent un développement assez grand. Leur hauteur totale moyenne est de $30\ \mu$, mais cette dimension est susceptible de variations. Le maximum est atteint dans la région voisine du centre optique de l'œil.

A la périphérie de la rétine on observe le plus souvent des éléments de 20 à $25\ \mu$. Enfin, dans toutes les régions de la rétine, il est fréquent de voir, à côté d'éléments bien développés, des cônes de dimensions réduites dont la hauteur atteint à peine $20\ \mu$.

Le segment externe, de forme ovale, mesure, chez les éléments bien développés, une hauteur de $22\ \mu$ et une largeur de $10\ \mu$. Ils se colorent en noir par l'hématoxyline et en rouge vif par la méthode au bleu de toluidine, éosine, orange G. Leur substance ne paraît pas homogène. Les régions les plus colorables sont réparties de manière à former une bande spiralee à tours très serrés et presque parallèles qui baignent dans une substance claire et homogène. L'ensemble est entouré d'une membrane mince. La substance qui forme les bandes

spiralées apparaît après fixation au Bouin et coloration à l'hématoxyline au fer comme très finement granuleuse (voir fig. 12).

Certains cônes, dits *cônes doubles*, présentent deux segments externes. Ces segments ont une forme et une structure identiques à celles déjà décrites, seules, les dimensions peuvent varier. De plus, les deux segments externes du même cône double peuvent être égaux ou inégaux ; il est à noter que ce deuxième cas est assez rare chez la Truite (voir fig. 12).

Le segment interne est volumineux et massif, de contour oblong, il mesure 23 μ de hauteur et 15 μ de largeur chez les éléments bien développés. Il comprend deux parties.

La plus externe, c'est-à-dire la plus rapprochée du segment externe déjà décrit est la plus importante par ses dimensions ; elle correspond au corps intercalaire filamenteux ou ellipsoïde des cônes de Mammifères ; cependant je n'ai pu lui retrouver la structure finement striée que l'on a décrite, chez les Primates en particulier (PRENANT-201). Ici, avec les fixateurs et les colorations que j'ai indiqués (p. 11), cette région paraît homogène, très fortement colorable en tous ses points.

La deuxième partie, plus réduite, de forme sensiblement carrée avec des angles arrondis sur des coupes parallèles à l'allongement des cônes, se montre remplie d'un protoplasme granuleux homogène et qui se colore comme le protoplasme d'une cellule banale. Cette partie correspond au myoïde des cônes des Vertébrés supérieurs.

Il est susceptible de subir un allongement très marqué sous l'influence d'une augmentation d'intensité lumineuse. Je reviendrai ultérieurement sur cette particularité. Sur un élément normal il mesure 5 μ de côté.

Dans le cas des cônes doubles, l'ellipsoïde du segment interne montre un sillon longitudinal, à peu près médian, séparant le corps en deux moitiés qui s'écartent légèrement à la périphérie mais restent unies par leur base, le sillon n'atteignant jamais les parties profondes de l'ellipsoïde (voir fig. 12).

Enfin entre le segment externe et le segment interne il est possible de déceler l'existence d'une bande étroite à peine colorée formant une ligne de démarcation nette entre les deux parties du cône.

3) *Les bâtonnets*. — Ils sont remarquables par leur hauteur

qui peut atteindre $100\ \mu$, c'est-à-dire trois fois environ la hauteur des cônes les plus développés. Comme chez ces derniers leur taille est susceptible de variations. Elle atteint son maximum à mesure que, s'éloignant de l'*ora serrata*, on observe les régions les plus proches du fond de la cavité oculaire. Cependant ils n'offrent pas le polymorphisme que j'ai indiqué pour les cônes : nous ne saurions retrouver ici, côte à côte, des bâtonnets bien développés, des bâtonnets réduits ni, en aucun cas, des bâtonnets doubles.

Le segment externe a un développement remarquable : $80\ \mu$ environ de hauteur sur $4\text{ à }5\ \mu$ de largeur et ce développement est la caractéristique des bâtonnets de la Truite et des Vertébrés inférieurs en général.

La structure de ce segment externe rappelle de près celle des segments externes des cônes : même bande spiralée baignant dans un protoplasme hyalin et homogène avec cette différence toutefois que les éléments sont ici moins fortement colorables.

Le segment interne comprend, immédiatement au-dessous du segment externe, un corps de forme arrondie très granuleux, très coloré, de diamètre sensiblement égal à $4\ \mu$. Il paraît correspondre au corps lenticulaire de SCHULTZE ou au corps intercalaire de RANVIER. Au-dessous, est une sorte d'espace clair

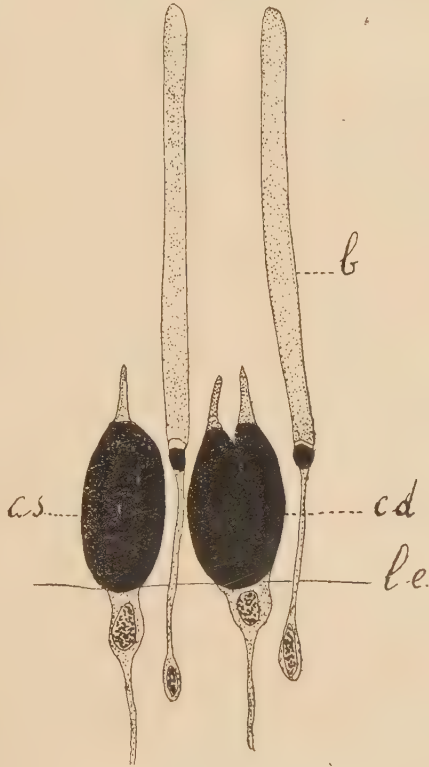


Fig. 12. — Cônes et bâtonnets de la rétine de *Salmo fario*.

b. = bâtonnet ; c. d. = cônes doubles ; c. s. = cônes simples ; l. e. = limitante externe. $\times 900$.

limité par une membrane mince de forme circulaire sur les coupes : il s'agit là du paraboloïde de SCHULTZE ou du corps accessoire de RANVIER. Les dimensions de cette partie sont à peu près égales à celles du corps intercalaire. Enfin, du côté de la limitante externe, le segment externe du bâtonnet se termine par une région cylindrique étroite dont la largeur peut diminuer dans les régions profondes de manière à présenter alors une section plutôt conique que cylindrique. Cette région montre un protoplasme tantôt hyalin, tantôt présentant une fine striation longitudinale et qui constituerait le myoïde du segment interne du bâtonnet, myoïde qui ne paraît pas doué d'une contractilité aussi grande que le myoïde des cônes.

γ) *Répartition des cônes et des bâtonnets.* — Chez la Truite, cônes et bâtonnets sont représentés en nombre à peu près égaux.

Au fond de la cavité du globe oculaire et dans le voisinage de l'axe optique, on observe une alternance presque régulière des cônes et des bâtonnets avec une densité particulièrement accusée près de l'axe optique. Ainsi que je l'ai déjà indiqué plus haut, c'est aussi dans cette région que les cellules visuelles atteignent leur dimension maximum. Nous verrons plus loin que ce même niveau se caractérise par un nombre particulièrement élevé de cellules ganglionnaires. Cet ensemble de faits permet de conclure à la présence d'une région où l'acuité visuelle paraît plus développée qu'en tout autre point de la rétine et qui correspond par suite à l'*Parea centralis* de CHEVITZ décrite par HESS (119) chez quelques Sélaciens et, parmi les Téléostéens, chez le Rouget et chez le *Leuciscus*.

A mesure que l'on se rapproche de l'*ora serrata*, les éléments s'écartent les uns des autres et il est fréquent alors d'observer entre deux cônes consécutifs un faisceau de deux à trois bâtonnets.

La figure suivante schématise la répartition des cônes et des bâtonnets. Les courbes ont été construites en comptant, sur des fragments de rétine distants les uns des autres de 1 centimètre environ, le nombre de cônes et bâtonnets que l'on peut voir sur une portion de coupe de 200 μ de largeur. Les coupes ont été faites dans le plan déterminé par le plus grand axe vertical de l'œil et le point d'épanouissement du nerf optique. Les observations ont été faites sur les yeux d'un individu de 55 millimè-

tres environ de longueur. Les yeux ayant alors leur structure définitive, offrent encore chez les individus de cette taille des dimensions qui permettent des coupes totales de la rétine et des coupes suffisamment minces pour rendre possible le dénombrement des cellules visuelles.



Fig. 13. — Courbes représentant la répartition des cellules visuelles, cônes et bâtonnets dans une rétine de Truite.

Les cellules visuelles ont été comptées dans chaque cas sur une portion de rétine de 200 μ .

La courbe se rapportant aux cônes exprime leur nombre total, qu'il s'agisse de cônes simples ou de cônes doubles et quelle que soit leur taille. Les cônes doubles sont localisés aux régions voisines de l'axe optique. Au niveau de l'*area*, ils sont les plus

nombreux; de part et d'autre de cette région il est possible d'observer une alternance à peu près régulière de ces deux sortes d'éléments.

Enfin, à la périphérie du globe oculaire, les cônes doubles font entièrement défaut.

c) La limitante externe.

Comme chez tous les Vertébrés, elle est constituée par une membrane mince mais dont l'épaisseur toutefois n'est pas uniforme. Elle est située au niveau de la base des segments internes des cônes et des bâtonnets. Sur les coupes, elle se reconnaît aisément à la teinte noire qu'elle prend avec l'hématoxyline au fer ou la teinte rouge vif que lui donnent les solutions d'éosine-tanin orange. Les épaisissements de la membrane se décèlent par une intensité de coloration plus accentuée que partout ailleurs. Ces épaisissements correspondent aux points d'entrecroisement des prolongements des fibres de Müller, prolongements particulièrement nombreux chez les Téléostéens (fig. 1, pl. III).

d) La couche granuleuse externe.

Cette région pourrait être considérée comme une dépendance, comme une partie, de la couche des cônes et des bâtonnets; elle est en relation étroite avec cette dernière et pourrait avec elle être décrite comme une assise unique, celle des cellules visuelles, la couche des grains externes n'étant constituée que par le corps protoplasmique et le noyau des cellules à cônes et des cellules à bâtonnets.

Cette région offre, chez la Truite, une épaisseur assez grande : 40 μ environ. Les noyaux des cônes répartis en une assise unique sont les plus externes. Ils se reconnaissent à leur forme arrondie de diamètre moyen de 4 μ , à leur contenu faiblement granuleux et très peu colorable et sont entourés d'une mince couche protoplasmique. Chaque cellule à cône ne possède qu'un noyau quelles que soient sa forme et ses dimensions. Je n'ai jamais constaté, chez la Truite, l'existence de deux noyaux côte à

côte ainsi que GREEFF l'a constaté et figuré dans le cas de la Perche. La cellule se termine, du côté interne, par un prolongement aminci et à peu près rectiligne, qui traverse toute la couche granuleuse dans les intervalles laissés par les noyaux des bâtonnets. Au point où ils atteignent la dernière assise de ces noyaux les prolongements offrent une base élargie dont les ramifications s'anastomosent entre elles. Ce feutrage, bien marqué chez la Truite, constitue la zone des fibres de Henle que l'on rattache le plus souvent à la couche plexiforme externe, mais qu'il me paraît plus logique de décrire avec les éléments dont il dérive. Les noyaux des cellules à bâtonnets occupent presque la totalité de l'épaisseur de la couche granuleuse. Ils sont répartis sur six à sept rangées assez irrégulières, contrairement à l'opinion d'Ovio (191) qui n'en signale que trois. Ces noyaux, de forme ovale, à grand axe dirigé perpendiculairement à la surface de la rétine, se distinguent des noyaux des cônes par leurs dimensions un peu plus grandes, leur contenu fortement granuleux avec nucléole difficile à voir et par l'intensité de leur colorabilité. Ils sont entourés d'une mince couche de protoplasme dont les prolongements du côté interne, prolongements très fins et assez courts, sont difficiles à suivre sur les coupes colorées selon les méthodes habituelles. Toutefois il n'existe qu'un seul prolongement par cellule.

e) Couche plexiforme externe.

Elle est réduite ; son épaisseur atteint à peine le tiers de l'épaisseur de la couche précédente. Elle est constituée par un enchevêtrement très dense de fibres dont la direction ne peut être définie que lorsque ces fibres sont groupées en faisceaux. L'entrecroisement des faisceaux de fibres délimite parfois des cavités assez irrégulières où sont logées des cellules à noyau volumineux, de forme ovale à grand axe orienté parallèlement à la surface de la rétine. Ces éléments paraissent correspondre aux cellules étoilées de Müller, aux cellules basales internes de RANVIER, aux cellules horizontales de CAJAL qui se rencontrent à la périphérie externe de la couche granuleuse interne mais que l'on a déjà signalées chez les Vertébrés inférieurs dans la situation que je viens d'indiquer chez la Truite (voir fig. 14).

f) *Couche granuleuse interne.*

Son importance est à peu près égale à celle de la couche plexiforme précédente. Elle comprend du côté externe des cellules horizontales semblables à celles que je viens de décrire, mais ici de taille plus réduite et disposées en une seule rangée où les éléments sont assez éloignés les uns des autres ; au-dessous, s'étendent deux assises assez irrégulières de cellules bipolaires,



Fig. 14. — Couche plexiforme externe — couche granuleuse interne — couche plexiforme interne de la rétine de *Salmo fario*.

c. am. = cellule amacrine ; *c. b.* = cellule bipolaire ; *c. h.* = cellule horizontale ; *f. m.* = fibre de Müller ; *g. in.* = couche granuleuse interne ; *pl. ex.* = couche plexiforme externe ; *pl. in.* = couche plexiforme interne, $\times 870$.

lares, à gros noyaux très colorés et entre lesquelles pénètrent les traces de fragments de fibres de Müller nombreuses et massives, fragments le plus souvent munis d'un noyau étiré dans le sens de l'allongement de la fibre. La couche granuleuse se termine enfin, du côté externe, par quelques cellules amacrines, à noyau arrondi volumineux, clair, avec un gros nucléole très visible sur les coupes et entouré par une masse protoplasmique assez irrégulière, mais offrant le plus souvent

un prolongement marqué dirigé vers la couche plexiforme interne. Les cellules amacrines ne forment pas une couche régulière ; elles peuvent, de même que les fibres de Müller, s'infiltrer entre les couches de cellules bipolaires (voir fig. 14).

g) Couche plexiforme interne.

Elle offre chez la Truite une épaisseur notable : 60 μ environ. Elle est formée de fibrilles très fines formant un réseau très serré à tel point que sur les coupes observées à un grossissement assez faible, cette région paraît constituée par une substance finement granuleuse. Elle est traversée perpendiculairement à la surface de la rétine par les parties inférieures des fibres de Müller, amincies à ce niveau (voir fig. 14).

h) La couche des cellules ganglionnaires.

Cette région est formée par une assise de cellules à noyau arrondi, granuleux avec un gros nucléole central. Le diamètre moyen de ce noyau est d'environ 6 μ . Chez l'embryon, ces cellules sont réparties en deux et même trois strates superposées. Cette disposition ne se retrouve pas chez l'adulte où n'existe qu'une seule couche à éléments serrés au fond de l'œil et s'épaissant de plus en plus, à mesure qu'on se rapproche de l'*ora serrata*.

i) La couche des fibres optiques.

La disposition et l'épaisseur de ses éléments constitutants varient suivant les différentes régions de la rétine. Autour de la papille du nerf optique, ces fibres affectent, comme cela est normal, une disposition rayonnée. Elles deviennent à peu près rectilignes et parallèles entre elles à mesure que l'on se rapproche du bord de la rétine. L'épaisseur maximum s'observe près du nerf optique où elle atteint 25 μ pour diminuer ensuite progressivement et n'être plus que de 8 μ près de l'*ora serrata*. Sur ces fibres sont de nombreux noyaux arrondis et de très petite taille, qui sont des noyaux de cellules névrogliales. L'ensemble de ces fibres est traversé perpendiculairement par la partie basilaire des fibres de Müller.

j) La limitante interne.

Elle est très apparente sur la rétine de la Truite ; à peu près rectiligne ou faiblement onduleuse elle présente une série d'épaississements séparés par des régions plus minces tout en gardant, dans l'ensemble, l'apparence d'une membrane fine. Chaque épaississement correspond au pied élargi d'une fibre de Müller.

k) Les fibres de Müller.

Elles sont bien développées et reconnaissables, en partie tout au moins, sur les coupes colorées par les méthodes courantes. J'ai signalé déjà leurs traces dans les couches granuleuse et plexiforme internes et dans les deux assises qui leur sont sous-jacentes. Je décrirai ultérieurement avec plus de détails la structure de ces éléments que j'ai pu observer dans le cas de la Tanche après une imprégnation à l'argent.

Chez la Truite elles sont particulièrement nombreuses et rapprochées les unes des autres. Près du nerf optique on peut en compter jusqu'à 12 sur une longueur de 200 μ , dans les autres régions de la rétine leur nombre est plus réduit.

2. RÉTINE CILIAIRE

Elle prolonge au niveau de l'*ora serrata* la rétine proprement dite qui, à son approche, diminue progressivement d'épaisseur et perd ses caractères distinctifs. Cônes et bâtonnets diminuent de hauteur et leurs parties externes deviennent identiques. Les couches plexiformes diminuent de largeur de manière à amener la soudure des couches granuleuses internes et externes. Les cellules ganglionnaires diminuent de nombre puis disparaissent. A ce niveau, la rétine paraît constituée par un épithélium stratifié formé par les cellules des deux couches granuleuses confondues et surmontées d'une bande pigmentée (voir fig. 15).

Les strates de cet épithélium diminuent peu à peu pour donner un épithélium simple formé de cellules cubiques à gros noyau et surmonté d'une bande pigmentée où le pigment très dense se présente sous forme de granulations rappelant celles de la périphérie de l'épithélium pigmentaire rétinien.

La rétine ciliaire se poursuit dans toute son étendue avec ces caractères. Elle présente cependant à la partie supérieure de l'œil et à la partie inférieure des modifications qui correspondent, d'une part au ligament suspenseur du cristallin et à la campanule de HALLER, d'autre part : modifications sur lesquelles je reviendrai lors de l'étude de ces deux formations.

La zone de transition entre la rétine ciliaire et la rétine proprement dite est relativement courte : 150 μ environ.

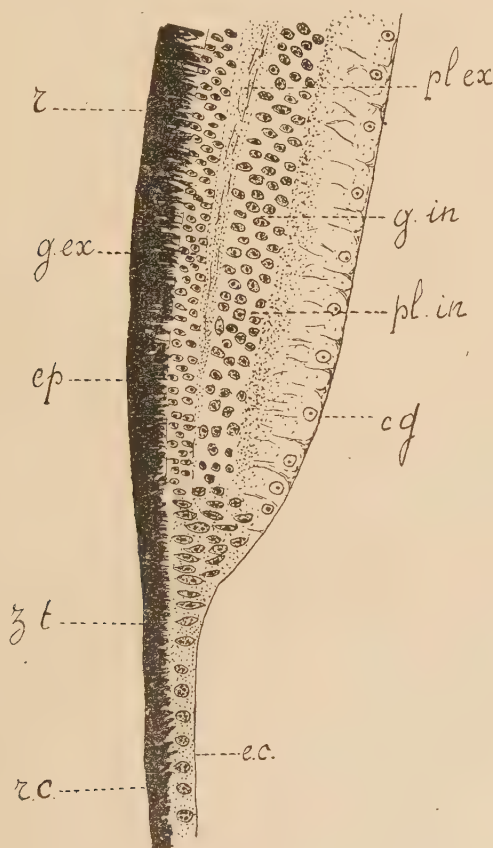


Fig. 15. — Rétine ciliaire et zone de transition entre la rétine ciliaire et la rétine proprement dite.

c. g. = cellule ganglionnaire; *e. c.* = épithélium ciliaire; *e. p.* = épithélium pigmentaire; *g. ex.* = couche des grains externes; *g. in.* = couche des grains internes; *pl. ex.* = couche plexiforme externe; *pl. in.* = couche plexiforme interne; *r.* = rétine; *r. c.* = rétine ciliaire; *z. t.* = zone de transition. $\times 320$.

a) Corps ciliaire.

Il double du côté interne la rétine ciliaire et n'offre qu'un développement réduit. Comme chez tous les Vertébrés, on peut y distinguer, immédiatement au-dessus de la rétine, la région des procès ciliaires surmontée elle-même d'une région musculaire.

Les procès ciliaires sont formés d'un tissu conjonctif lâche avec de grosses cellules étoilées et un nombre remarquable de fibres élastiques qui délimitent des espaces logeant de nombreux et importants capillaires sanguins. Vers la partie supérieure du procès ciliaire, le stroma conjonctif devient plus dense et se charge d'éléments pigmentés formant des plages assez étendues.

La région musculaire est caractérisée par l'existence d'un muscle lisse formé de quelques fibres seulement et assez réduites chacune dans leurs dimensions respectives. Ce muscle débute à la partie antérieure de la choroïde et se met en rapport à ce niveau avec le tissu conjonctif choroidien. Cette extrémité est située un peu en avant (du côté de l'iris) de la zone de transition de la rétine proprement dite et de la rétine ciliaire.

Son autre extrémité vient se confondre dans le tissu conjonctif qui relie la cornée à l'iris. Sa longueur totale est de 3 à 4 millimètres. Il paraît exister dans toute la partie périphérique externe du globe oculaire dans la même situation que je viens d'indiquer. Toutefois son importance varie. Son maximum de développement est atteint dans les segments supérieur et inférieur du globe oculaire.

Une description semblable de ce muscle a été donnée par FARAVELLI (82) dans le cas de l'œil du Thon. Plus tard, GRYNFELT décrivit une formation semblable dans les tuniques oculaires de plusieurs Téléostéens marins (106). Il lui donna le nom de muscle tenseur de la choroïde parce qu'il lui parut que ce muscle, ne jouant aucun rôle dans l'accommodation, n'avait pour effet que de maintenir en place, en ce point, les différentes parties des parois oculaires. Toutefois, sa forme et sa situation le rapprochent du muscle ciliaire des Vertébrés supérieurs. Nous étudierons plus loin sa fonction et discuterons alors du nom qu'il conviendrait de lui donner.

b) Iris.

J'ai indiqué précédemment que l'iris prolonge les parois du globe oculaire sous la forme d'une couronne régulière de 2 millimètres environ de largeur.

Sur des coupes, cette couronne offre une section triangulaire à sommet aigu, arrondi, tourné du côté de la pupille et dont la base mesure une largeur de un demi millimètre.

La partie la plus interne de l'iris, celle qui est en contact immédiat avec le corps vitré, est formée de deux assises de cellules, l'une, la plus interne comprend des éléments cubiques, à gros noyau arrondi, l'autre des éléments aplatis dans le sens de la hauteur de l'iris et chargés de pigment très dense. Dans les régions voisines de la pupille ces deux assises se confondent (voir fig. 16).

Au-dessus s'étend une région conjonctive qui occupe la plus grande partie de l'épaisseur de l'iris. Il est possible d'y distinguer plusieurs zones. Au contact immédiat des épithéliums internes est une couche à fibres nombreuses et à grosses cellules étoilées dans l'enchevêtrement desquelles s'infiltrant de nombreux vaisseaux sanguins. Cette structure rappelle donc celle des corps ciliaires. Du côté de la pupille, et sur une longueur égale au tiers environ de la hauteur totale de l'iris est une région musculaire étroitement appliquée contre l'épithélium pigmenté qu'elle surmonte. Cette masse musculaire est formée de fibres lisses groupées en petits faisceaux dont le nombre maximum paraît atteint au milieu de la longueur totale de la masse. Les faisceaux sont séparés les uns des autres par des tractus conjonctifs qui se chargent de pigment au point de masquer une partie des éléments musculaires.

Cette musculature correspond au sphincter irien décrit par GRAYFELT chez un certain nombre de Téléostéens marins (105) et paraît se rapporter au type épithélial stratifié mince, décrit par cet auteur chez *Serranus cabrilla*.

Il convient de remarquer que chez la Truite, ainsi que l'a observé GRAYFELT dans le cas de *Serranus cabrilla*, il n'existe qu'une assise épithéliale interne en regard de toute l'étendue du muscle. La deuxième assise épithéliale pigmentée apparaît de part et d'autre des extrémités du muscle.

En dehors de la zone conjonctive que je viens de décrire s'étend la membrane argentine formée, elle aussi, d'un tissu con-

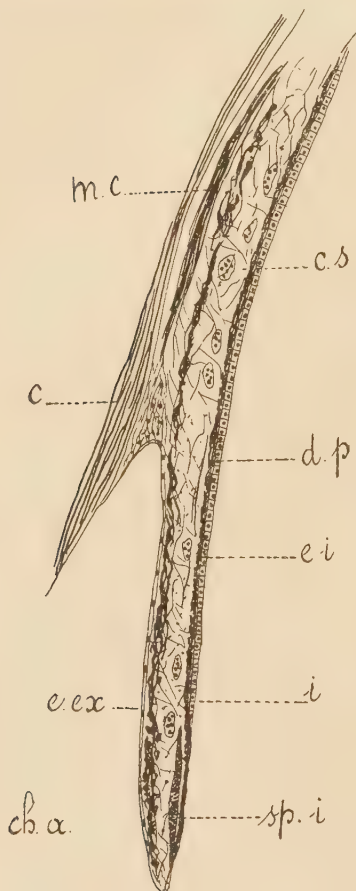


Fig. 16. — Coupe de la région ciliaire et de l'iris.

c. = cornée; *c. s.* = corps ciliaire; *ch. a.* = chambre antérieure; *d. p.* = dilatateur de la pupille; *e. ex.* = épithélium externe; *e. i.* = épithélium interne; *i.* = iris; *m. c.* = muscle ciliaire; *sp. i.* = sphincter de l'iris $\times 56$.

jonctif assez dense chargé d'éléments pigmentaires répartis avec abondance près de la pupille; mais la caractéristique de cette membrane est de présenter dans les mailles conjonctives des cellules plates et de petite taille chargées de cristaux de carbonate de guanine. C'est la présence de ces cristaux qui donne à l'iris son éclat brillant.

La membrane argentine est limitée du côté externe par un épithélium mince à éléments très aplatis et disposés en une seule assise qui forme la séparation entre l'iris et la chambre antérieure de l'œil. Du côté de la base de l'iris, sur une très faible étendue l'épithélium antérieur de l'iris conserve les caractères que je viens d'indiquer mais il n'est pas en contact direct avec la membrane argentine, il en est séparé par une mince bande conjonctive semblable à celle qui double l'épithélium interne avec cependant une pigmentation et une vascularisation moins riches.

La base de l'iris est séparée de la cornée par le ligament annulaire, assez réduit chez la Truite; il se compose d'une masse conjonctive riche en cellules dans les régions voisines de la chambre antérieure de l'œil, riche en fibres dans les autres parties,

V

Chambre antérieure et humeur aqueuse.

La chambre antérieure offre un volume réduit comparative-ment au volume total du globe oculaire. Elle constitue une cavité en forme de calotte sphérique à peu près régulière dont le diamètre de base est de 8 millimètres environ et l'épaisseur maximum 3 millimètres; ce diamètre de base représente environ les $\frac{3}{4}$ du diamètre vertical de l'œil et l'épaisseur, le $\frac{1}{4}$ de la profondeur totale du globe oculaire.

La chambre postérieure est réduite, le cristallin étant appliqué presque immédiatement contre l'iris.

L'humeur aqueuse, sur l'animal fraîchement tué, s'est toujours montrée de réaction faiblement alcaline, cela par la teinte jaune verdâtre qu'elle donne au bleu de bromo-thymol. Sur les coupes, il est fréquent d'observer, dans la chambre antérieure, l'existence de fines granulations. Elles sont vraisemblablement dues à la précipitation des substances de nature albuminoïde entrant dans la constitution de l'humeur aqueuse et précipitant sous l'influence des fixateurs employés.

VI

Corps vitré.

Mon matériel d'étude n'étant constitué que par des individus adultes, je ne saurais ici émettre une opinion quant à l'origine du corps vitré. Je ne saurais non plus faire connaître l'existence d'une membrane hyaloïde périphérique. Chez quelques exemplaires, et, surtout parmi les plus jeunes, j'ai constaté l'existence de rares éléments nucléés à l'intérieur de la masse vitrénne mais il ne s'agissait là que de lymphocytes banaux.

Le corps vitré m'a paru, comme l'humeur aqueuse, offrir une structure homogène, semblable à celle indiquée dans le cas des Vertébrés en général. Sa réaction, comme celle de l'humeur aqueuse, est faiblement alcaline.

VII

Cristallin.

Il est sphérique et volumineux. Son diamètre est de 4 millimètres. Au simple examen macroscopique on peut y distinguer deux régions, une périphérique assez mince facile à entamer au scalpel, une profonde, également sphérique et plus dure. Il est indéformable, soit sur l'animal vivant, soit par l'action des fixa-

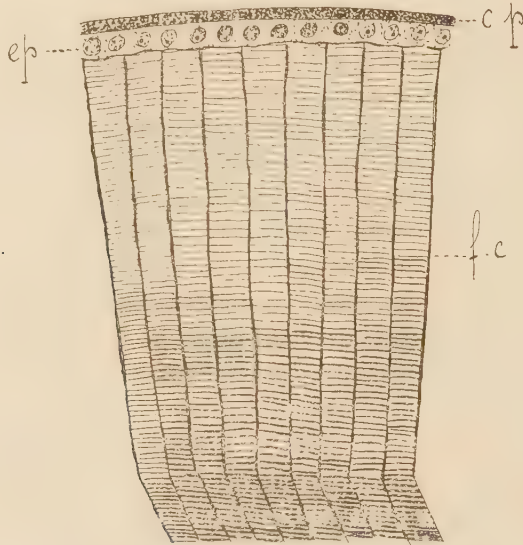


Fig. 17. — Région périphérique du cristallin de *Salmo fario*.
c. p. = capsule du cristallin ou cristalloïde; *e. p.* = épithélium périphérique; *f. c.* = fibre cristallinienne. $\times 870$.

teurs. Par l'action d'une pression assez forte on n'obtient qu'un écrasement. Des coupes pratiquées dans un plan voisin du plan équatorial du cristallin montrent une structure identique à celle représentée par la figure 17. A la périphérie s'étend la capsule du cristallin ou cristalloïde. Elle paraît homogène et anhydre et offre une épaisseur à peu près régulière de 2 à 3 μ . Elle se colore toujours d'une manière plus intense que les autres parties du cristallin. La capsule est doublée intérieurement par un épithélium unistratifié formé de grosses cellules cubiques — 4 μ .

de côté environ —. La plus grande partie de chaque cellule est occupée par un noyau arrondi et volumineux. Le protoplasme qui l'entoure est clair et à peu près hyalin. Immédiatement contre cet épithélium débudent les fibres cristalliniennes étroites et aplaties d'abord et augmentant de largeur à mesure que l'on gagne le centre du cristallin. Elles sont séparées les unes des autres par des lignes de suture à peu près rectilignes, concentriques d'une part et radiaires d'autre part, c'est-à-dire sensiblement perpendiculaires les unes sur les autres.

Les lignes radiaires sont les plus marquées (voir fig. 17).

La régularité dans l'orientation des lignes de suture disparaît à mesure que l'on se rapproche du centre, où ces lignes étant devenues à peu près indistinctes, il semble que le cristallin soit formé d'une substance homogène.

L'étude microchimique indique pour la substance fondamentale du cristallin, chez un œil fraîchement énucléé, une réaction faiblement acide.

Appareil suspenseur du cristallin.

La *zonule de Zinn* ou *ligament ciliaire*, qui maintient en place le cristallin et paraît constante dans toute la série des Vertébrés, subit, chez les Poissons osseux, des modifications morphologiques importantes.

Chez la Truite, et il en est ainsi pour la majorité des Téléostéens, elle est principalement localisée dans les régions supérieures et inférieures du globe oculaire et dans un plan voisin du plan équatorial vertical de l'œil. À la partie supérieure, elle reçoit le nom de ligament suspenseur, à la partie inférieure, où elle se complique d'une formation musculaire, elle constitue le ligament falciforme ou procès falciforme.

La forme et la disposition du ligament falciforme et du ligament suspenseur de la Truite ont été assez récemment étudiées par SZILY. Je reproduis ci-après le dessin qu'il en a donné. D'après ce dessin et les descriptions qui l'accompagnent, le ligament suspenseur aurait une forme quadrangulaire qui lui aurait valu le nom de membrane quadrangulaire ; le ligament falciforme présenterait au-dessus de sa masse musculaire une

formation de même nature que la zonulé et qui, en raison de sa forme, aurait reçu le nom de membrane triangulaire.

Ligament suspenseur. — C'est une membrane transparente qui a, chez la Truite, la forme quadrangulaire décrite par SZILY, sans toutefois l'étranglement médian figuré par cet auteur.

Chez l'individu dont j'ai déjà indiqué les dimensions du globe oculaire (voir p. 13), le ligament suspenseur est en contact

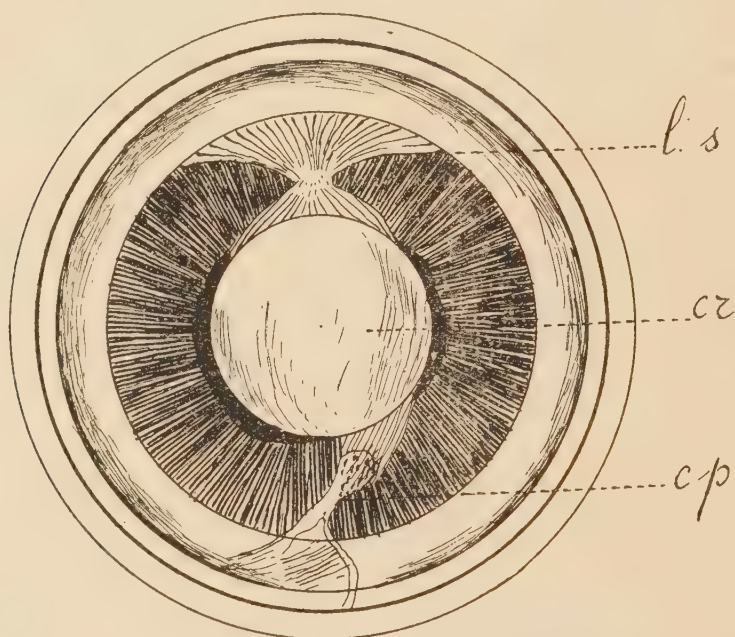


Fig. 18. — Moitié antérieure du globe oculaire de la Truite, d'après SZILY.
c. p. = campanule ; cr. = cristallin ; l. s. = ligament suspenseur.

avec la rétine ciliaire sur une longueur de 5 millimètres environ tandis que ses points de connexion avec le cristallin ne s'étendent que sur une longueur de 2 mm. 5. Si l'on veut rapporter la forme de ce ligament à une figure géométrique il paraît plus rationnel de rapprocher cette forme de celle d'un trapèze isocèle que de celle d'un rectangle. Je n'ai pas non plus retrouvé l'étranglement médian figuré par SZILY (236).

L'examen macroscopique paraît indiquer une membrane de nature homogène et anhyste. Sur un œil fraîchement énucléé on peut constater qu'elle est douée d'une certaine élasticité. Des

tractions opérées sur le cristallin entraînent un allongement qui disparaît dès que la traction cesse.

Il n'est possible d'observer la structure histologique des ligaments que sur des préparations colorées par des méthodes spéciales : hémalun, hématoxyline au fer, bleu de toluidine donnent à la presque totalité de la membrane une teinte homogène. Les meilleurs résultats m'ont été donnés par la méthode de MANN au bleu de méthyle-éosine (méthode lente avec différenciation à l'alcool absolu additionné de potasse caustique).

Je distinguerai trois régions dans le ligament : une en contact immédiat avec la rétine ciliaire qui subit à ce niveau des modifications importantes, une autre en rapport avec la capsule du

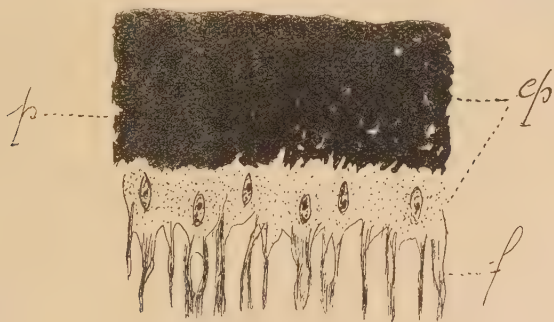


Fig. 49. — Rétine ciliaire au contact du ligament suspenseur.
ep. = épithélium ; f. = fibres ; p. = pigment. $\times 870$.

cristallin et une zone intermédiaire, ou partie principale du ligament, située entre les deux précédentes (voir p. 20).

La première de ces régions, que j'appellerai région ciliaire montre une substance fondamentale claire, hyaline, homogène et faiblement colorable, parcourue par de très nombreuses et très fines fibrilles rectilignes ou légèrement onduleuses. L'orientation de ces fibrilles est difficile à définir ; elle paraît oblique par rapport à la hauteur du ligament. Ces fibrilles se colorent en bleu vif par la méthode de MANN et se détachent d'une manière nette sur le fond bleu pâle de la substance fondamentale.

Elles paraissent prendre leur origine dans l'épithélium périphérique de la rétine ciliaire. J'ai déjà indiqué qu'à ce niveau cet épithélium subissait des modifications importantes. En effet, on voit les cellules en contact avec le ligament, perdre leur

forme à peu près cubique pour devenir nettement cylindrique. Le noyau arrondi et volumineux, occupant la plus grande partie de la cellule dans la rétine ciliaire normale, s'allonge ici dans

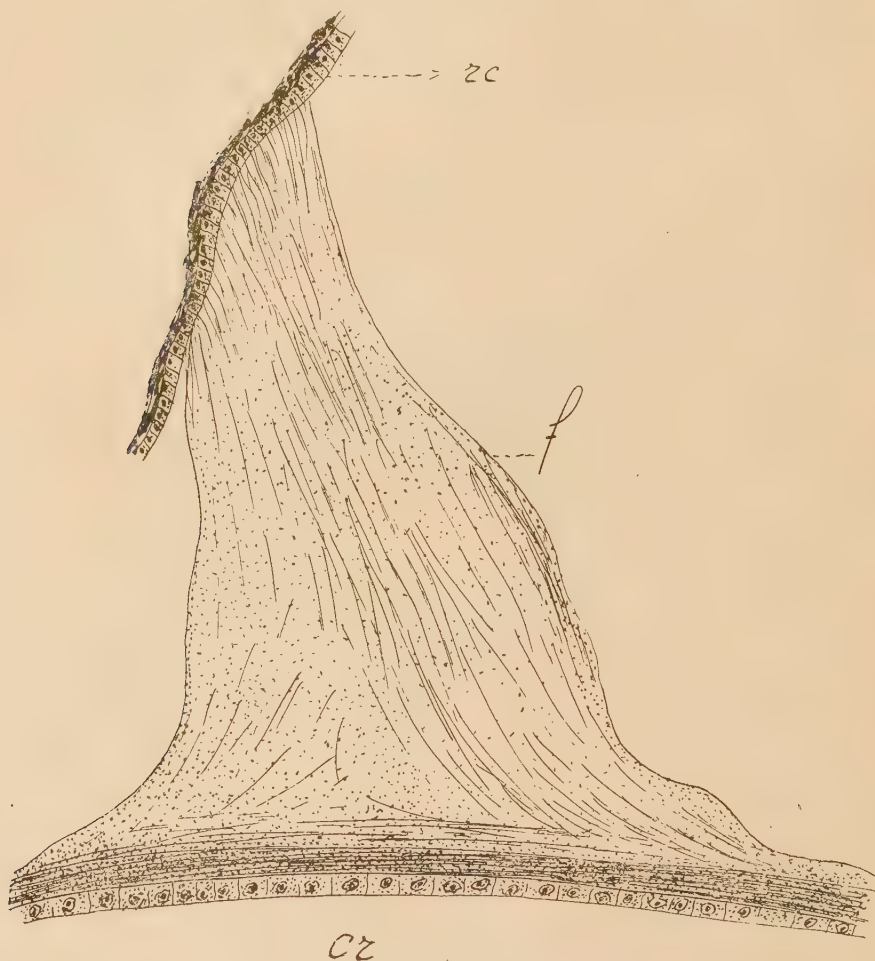


Fig. 20. — Portion de ligament suspenseur dans sa région moyenne.
cr. = cristallin ; *f.* = fibres ; *r. c.* = rétine ciliaire. $\times 200$.

le même sens que la cellule, où il s'étend environ jusqu'au tiers de la hauteur du côté opposé au ligament.

Le protoplasme dense et granuleux autour du noyau devient de plus en plus clair à mesure que l'on gagne la région opposée de la cellule. Près de la ligne de contact avec le ligament, ce

protoplasme présente d'importantes vacuoles séparées les unes des autres par des tractus protoplasmiques qui se prolongent hors de la cellule par les fibrilles du ligament. L'origine des fibrilles doit donc être recherchée dans les cellules épithéliales de la rétine ciliaire. En cela elles sont comparables aux fibres de la zonule ciliaire des Vertébrés supérieurs qui, d'après les travaux récents de DAMIANOFF et MAWAS sont constituées par une sécrétion de nature cuticulaire élaborée par les cellules non pigmentées de la rétine ciliaire et non par des fibres conjonctives élastiques ou des fibres de soutien. Il faut noter cependant, qu'ici ces fibres se colorent par le bleu de méthyléosine de MANN comme des fibres conjonctives élastiques. Les colorations faites selon la méthode de MALLORY sont très démonstratives à cet égard (voir fig. 19).

L'importance des fibres croît à mesure qu'on s'éloigne du bord ciliaire du ligament. Leur orientation aussi est soumise à certaines variations. Obliques d'abord par rapport à la hauteur du ligament, elles deviennent ensuite perpendiculaires à cette même hauteur, tout en gardant leur allure rectiligne ou à peine ondulée. Elles sont en général parallèles entre elles et n'offrent quelques points d'anastomose assez rares que dans la partie moyenne ou principale et plus nombreux au voisinage de la ligne de suture avec le cristallin. A ce niveau, en effet, les fibres deviennent plus denses et constituent sur les coupes une bande plus fortement colorée de 10 μ de largeur environ.

Aux points de contact avec le cristallin les fibres s'appliquent étroitement contre la capsule périphérique sans la pénétrer. A ce niveau les fibres du ligament ont une direction concentrique par rapport à la surface du cristallin (voir fig. 20).

Le repli falciforme et la campanule de Haller. — En considérant le *repli falciforme* et la *campanule de Haller* comme un simple appareil suspenseur du cristallin je m'oppose à l'opinion généralement admise sur le rôle de ces formations : la campanule étant pour tous les auteurs qui se sont occupés soit de sa structure, soit de sa physiologie, un organe d'accommodation, le seul que posséderaient les Poissons osseux. La campanule, chez eux, serait l'homologue du muscle ciliaire des Vertébrés supérieurs. C'est une des conclusions qui ressort d'une étude assez étendue et très récente sur le développement de la

campanule de HALLER chez *Salmo fario*, étude due à CH. JULIN et R. PICQUÉ (128 bis). Ces auteurs, avant d'entreprendre l'étude des différents stades du développement de ces organes, décrivent assez complètement leur structure chez un individu adulte, structure d'après laquelle ils approuvent les conclusions émises par les anatomo-physiologistes qui se sont préoccupés avant eux de la morphologie de l'appareil accommodateur chez les Poissons osseux et du fonctionnement de cet appareil. Voici ces conclusions : la campanule, de nature musculaire, détermine, par ses contractions, le retrait du cristallin vers le fond de l'œil et son aplatissement.

La nature musculaire de la campanule est soupçonnée pour la première fois par LEYDIG (161) qui est le premier à décrire cet organe.

Une étude plus complète de cet organe est donnée ensuite par J. CHATIN (51) qui en précise la structure musculaire lisse et fait connaître son mode d'innervation. Il émet l'hypothèse de sa contractilité.

FRANZ (83) décrit autour du muscle campanulaire un repli falciforme, de nature conjonctive, émané de la choroïde et contenant pigment et vaisseaux sanguins.

NESSBAUM (188) qui le premier s'occupe du développement de la campanule lui trouve une origine rétinienne.

Cette étude est reprise très récemment par JULIN et PICQUÉ (128 bis). Ils confirment l'origine choroïdienne du repli falciforme et l'origine rétinienne de la partie musculaire de l'organe, c'est-à-dire de la campanule proprement dite.

Pour eux, la campanule est un muscle qui, « topographiquement correspond à la zone irido-ciliaire et fonctionnellement semble servir à l'accommodation ».

JULIN et PICQUÉ, comme leurs prédécesseurs, établissent l'homologie entre le muscle de la campanule et le muscle ciliaire des Vertébrés supérieurs. Toutefois, si ces deux muscles ont le même rôle, ils se distinguent par leur développement ; ils sont d'origine rétinienne et par suite ectodermique. Des formations musculaires d'origine également ectodermique ont déjà été décrites par GRYNFELT dans ses recherches sur le sphincter et le dilatateur de la pupille des Téléostéens.

Dans l'étude de la structure adulte de cet organe, JULIN et

Picqué décrivent un pédicule en rapport avec la partie nasale ou orale de la fente rétinienne par laquelle passent des éléments choroïdiens, pigment, vaisseaux sanguins, nerfs ; ce pédicule est surmonté d'une masse musculaire bilobée. Le lobe interne réduit porte le nom de *hamulus*, le lobe externe, plus développé, en rapport avec le cristallin, a reçu le nom de *massue*. La structure de ces deux lobes rappelle le tissu musculaire lisse richement innervé et vascularisé. Enfin, autour d'eux s'étendent des plages pigmentées irrégulières qui les recouvrent partiellement.

L'aspect morphologique décrit sur des coupes totales par JULIN et PICQUÉ est celui que j'ai observé au simple examen macroscopique sur un œil de Truite fraîchement énucléé. Repli falciforme et campanule forment une masse allongée de 1 millimètre et demi environ de longueur, sur un demi-millimètre de largeur dans les parties les plus développées, c'est-à-dire les parties voisines du cristallin. Cette masse, effilée du côté de la rétine, se renfle à l'extrémité opposée. Mais cette extrémité n'est pas en contact immédiat avec le cristallin, elle y est soudée par l'intermédiaire d'une bande anhyste claire et élastique visible aisément lorsqu'on opère sur le cristallin une légère traction. L'aspect de cette bande rappelle celui du ligament suspenseur.

La partie renflée, dure au contact d'une pointe rigide, est en partie recouverte de pigment.

Des coupes en série permettent bien de reconnaître les différentes régions décrites par PICQUÉ et JULIN ; mais il est certains détails sur lesquels ont passé ces auteurs et qui me paraissent offrir un certain intérêt. La partie basilaire de l'organe, décrite par eux sous le nom de pédicule présente avec la rétine les mêmes connexions que la partie basilaire du ligament suspenseur. La rétine ciliaire, à ce niveau, présente, les mêmes variations morphologiques que j'ai précédemment décrites (voir p. 50). Les cellules cubiques deviennent cylindriques, leur protoplasme périphérique émet des prolongements qui s'individualisent en fibres. Ces fibres prennent au bleu de méthyle de Mann et par la technique de Mallory la coloration des fibres conjonctives. Il est à noter cependant qu'ici ces fibres, plus nombreuses, forment un feutrage plus dense que dans le cas

du ligament suspenseur. Elles prennent leur origine en des points de la rétine assez étendus, qui vont, ainsi que l'ont indiqué, très justement, PICQUÉ et JULIN, depuis le voisinage du nerf optique jusqu'à la base de l'iris.

Un autre point qui différencie l'ensemble de ces fibres de celles qui constituent le ligament suspenseur est que, en certains points, leurs mailles sont pénétrées par des nerfs, des vaisseaux, des éléments pigmentés qui proviennent de la choroïdienne et traversent la rétine au niveau de la fente rétinienne.

Au point de contact avec la partie renflée de l'organe ou campanule proprement dite, ces fibres forment un feutrage plus dense et assez étendu; de ce feutrage partent des faisceaux qui s'insinuent entre les faisceaux musculaires.

Ces éléments musculaires offrent une particularité qu'aucun auteur à ma connaissance n'a signalée. Il résulte, en effet, des travaux antérieurs qu'ils sont constitués de fibres lisses de caractère nettement musculaire. Or c'est ce caractère qui me paraît discutable. D'après les coupes que j'ai pu faire dans différentes espèces et surtout chez la Truite, ces fibres ne sauraient être comparées à des fibres musculaires lisses normales. Elles présentent à l'égard des colorants habituels de ces éléments des affinités moindres. Par la méthode de MALLORY elles prennent une teinte bleue, très légèrement violacée, or par cette méthode le tissu conjonctif se colore en bleu, le tissu musculaire en rouge vif. Je ne saurais évidemment affirmer qu'il s'agit là d'éléments conjonctifs, d'après ces seules observations. Peut-être s'agit-il d'un tissu musculaire incomplètement différencié ou d'un tissu constitué par quelques fibres musculaires logées dans un stroma conjonctif important. Ce sont des observations ultérieures plus étendues qui le démontreront. Je ne veux ici que faire remarquer le pouvoir de colorabilité de ces éléments un peu différent de celui des éléments musculaires lisses normaux.

La nature des fibres de la campanule est importante à connaître pour interpréter le rôle physiologique de cet organe. La présence de fibres musculaires, pour les auteurs précédemment cités, les avaient entraînés à considérer cet organe comme contractile. D'après les recherches d'ordre physiologique de BEER,

cette contraction a pour effet de déplacer le cristallin vers les régions profondes du globe oculaire.

Ce pouvoir de contractilité et son effet sur la position du cristallin me paraissent discutables.

1° A cause de la nature même de ces fibres musculaires, qui demandent pour que l'on puisse juger de leur rôle physiologique, de nouvelles observations.

2° Les fibres sont groupées en faisceaux orientés en tous sens, ce qui n'est pas une disposition particulièrement favorable à une contraction de l'organe dans une direction bien déterminée.

3° La position même de l'ensemble, campanule et repli falciforme, ne me paraît pas propre à déterminer, s'il y a vraiment contraction, le recul du cristallin vers le fond du globe oculaire ; il y aurait avant tout déplacement vers les régions inférieures de l'œil. Le repli falciforme et le plan vertical médian de l'œil forment en effet un angle très petit.

4° Par l'excitation électrique, je n'ai pu jusqu'à maintenant, de même que le Dr BOURGUIGNON qui a bien voulu faire ces essais en collaboration avec moi, obtenir une contraction sensible de la campanule.

5° Etant donné que les Poissons osseux sont normalement hypermétropes, ainsi que je l'établirai ultérieurement dans un chapitre réservé à la réfraction, et non myopes, comme on l'admet très généralement, le déplacement du cristallin vers le fond de l'œil ne saurait être un processus d'accommodation puisqu'il ne ferait qu'augmenter le degré de myopie. Par suite la campanule ne peut être considérée comme un organe de l'accommodation, dans le sens tout au moins, que l'on admet jusqu'à maintenant.

Ainsi en dehors d'un rôle dans la physiologie de la vision, qui demande encore des observations étendues, nous ne pouvons considérer avec certitude l'ensemble formé par la campanule et le repli falciforme que comme un organe de soutien du cristallin.

A la périphérie des régions considérées comme musculaires, la campanule se prolonge par une région conjonctive, à nombreuses fibres enchevêtrées et dont la texture rappelle celle des fibres du pédicule ; aux points de contact avec la campanule, elles sont chargées de cellules pigmentaires. Du côté du



Fig. 21. — Cerveau de Truite vu par la face inférieure, pour montrer le chiasma des nerfs optiques.



Fig. 22. — Coupe totale du chiasma des nerfs optiques de la Truite, chez un individu de 60 centimètres de longueur. $\times 415$.

cristallin elles s'écartent de manière à offrir à ce dernier une surface de contact assez étendue et de forme à peu près circulaire. Près du cristallin la répartition de ces fibres atteint son maximum de densité. Elles forment une bande épaisse, qui s'applique sur la cristalloïde, sans la pénétrer. Ce mode de connexion rappelle celui présenté déjà par le cristallin et le ligament suspenseur (voir p. 50).

VIII

Nerf optique et chiasma.

Les nerfs optiques, chez *Salmo fario*, sont relativement volumineux. Leur diamètre qui demeure à peu près constant sur tout leur trajet est voisin de 1 mm. 5. Ils sont entourés d'une gaine fibreuse résistante, prolongement des méninges dont la plus interne envoie à l'intérieur des prolongements qui subdivisent le nerf en un certain nombre de compartiments dont les plus apparents sont à la périphérie du nerf. Cette disposition se rencontre chez un grand nombre de Poissons osseux et concourt à leur donner un aspect rubané.

Les deux nerfs optiques se croisent complètement dans le chiasma. Comme l'ont déjà constaté LUSSANA et LEMOIGNE (164), le nerf optique qui se rend à l'œil droit passe dorsalement au-dessus de celui qui correspond à l'œil gauche (voir fig. 21 et 22).

IX

Les poches séreuses intraorbitaires.

Lors de l'énucléation d'un œil de *Salmo fario* de taille assez grande il se produit un écoulement de liquide aqueux, incolore, le globe oculaire étant demeuré intact. C'est ce fait qui nous a permis, au Dr A. ROCHON-DUVIGNEAUD et à moi-même, de déceler l'existence de poches séreuses intraorbitaires, que nous avons retrouvées ensuite constantes chez tous les Téléostéens.

L'étude de ces poches ne peut être faite que sur des coupes d'yeux maintenus en place dans leur orbite. Elles sont repré-

sentées sur la figure 5 : coupe totale verticale de l'œil et de son orbite d'un individu de 60 millimètres de long.

Ces poches sont au nombre de deux. L'une d'elle, la plus réduite comme taille, est située entre les capsules olfactives et le bord supérieur du globe oculaire. Sa cavité offre une section à peu près triangulaire. La deuxième, plus étendue, est logée au-dessous du globe oculaire, elle atteint d'une part le voisinage du nerf optique, d'autre part elle gagne le pli conjonctival. Sa section est à peu près rectangulaire. Ces poches sont séparées de la sclérotique par leur paroi propre et une mince lame de tissu conjonctif. Largement distantes l'une de l'autre, on ne les observe que sur des coupes verticales ; elles manquent sur les coupes transversales, ce qui implique que l'une et l'autre n'occupent qu'un secteur en haut et en bas du globe oculaire.

Comme dans le cas des poches séreuses oculaires, elles sont limitées par un mince endothélium. Leur contenu sur l'animal fraîchement sacrifié est incolore et légèrement alcalin. Sur les coupes, après fixation avec le Bouin ou le Zenker, ce contenu n'est apparent que sous la forme d'un fin précipité granuleux, dû, comme dans le cas des poches oculaires, à la coagulation par les fixateurs des substances dissoutes.

Ces poches semblent disposées pour jouer un rôle de coussinet protecteur de l'œil, lorsque la pression qu'il subit augmente d'une manière sensible. Elles complètent ainsi le rôle de la glande choroïdienne, de la poche séreuse intraoculaire et de la portion souple de la sclérotique.

Le liquide contenu dans ces poches doit jouer un rôle dans la statique du globe oculaire et faciliter sa mobilité. Ces poches étant facilement accessibles au fond du repli conjonctival, il est possible de ponctionner le liquide en ce point. Une quantité appréciable de liquide peut être ainsi recueilli, ensuite on constate un enfoncement de l'œil dans son orbite. La saillie normale de l'œil ne réapparaît qu'au bout d'une demi-heure environ. Dans un travail récent HAJ (113) fait connaître le développement de ces poches.

CHAPITRE III

MORPHOLOGIE COMPARÉE DES YEUX CHEZ LES TÉLÉOSTÉENS

I

Matériel d'étude. Limites de cette étude.

Les individus qui ont servi à cette étude ont été choisis parmi les principaux représentants de la faune ichthyologique des côtes ou des rivières de nos pays. Ils appartiennent à quarante-trois espèces réparties en trente-huit genres différents et dont voici l'énumération :

SYNGNATHIDÆ : *Syngnathus acus* L. *Hippocampus brevirostris* Cuv.
Siphonostoma typhle Kp.

TRACHINIDÆ : *Uranoscopus scaber* L. *Trachinus draco* L.

BLENNIDÆ : *Blennius pavo* Risso. *Blennius ocellaris* L.

GOBIIDÆ : *Gobius lota* L. *Gobius Jozo* L.

PEDICULATÆ : *Lophius piscatorius* L.

MULLIDÆ : *Mullus barbatus* L.

CARAUGIDÆ : *Trachurus trachurus* L.

TRIGLIDÆ : *Trigla corax* Bp. *Scorpæna scrofa* L. *Scorpæna porcus* L.

PERCIDÆ : *Serranus cabrilla* Cuv. *Serranus scribea* Cuv. *Perca labrax* L.
Perca fluviatilis L.

MUGILIDÆ : *Mugil capito* Cuv.

SCOMBRIDÆ : *Scomber scomber* L.

SPARIDÆ : *Sargus rondeletti* C. V. *Sargus annularis* Geoffr. *Box salpa* C. V. *Chrysophrys aurata* Cuv.

LABRIDÆ : *Crenilabrus mediterraneus* C. V.

GASTEROSTEIDÆ : *Gasterosteus aculeatus* L.

PLEURONECTIDÆ : *Pleuronectes flesus* L. *Rhombus lævis* Gottsche.
Arnoglossus.

CYPRINIDÆ : *Cyprinus carpio* L. *Carassius auratus* L. *Rhodeus amarus* L. *Tinca tinca* L. *Scardinius erythrophthalmus* L.

GADIDÆ : *Gadus minutus* L.

SALMONIDÆ : *Salmo fario* L. *Salvelinus fontinalis* Mitchell. *Esox lucius* L.

SILURIDÆ : *Ameiurus nebulosus* Lesueur. *Clarias batrachus* L.

MURENOIDÆ : *Anguilla anguilla* L. *Conger vulgaris* Cuv.

Le choix de ces espèces a été guidé par la préoccupation de décrire des structures chez des individus non encore étudiés à cet égard ou imparfaitement étudiés, de manière à élargir le champ de nos connaissances sur la morphologie des yeux des Téléostéens. Une autre raison a été le souci d'avoir des espèces dont l'habitat et le comportement biologique différeraient d'une manière sensible afin de pouvoir ultérieurement établir des rapports entre la structure des yeux et ce comportement.

Enfin, si je me suis adressée à des espèces souvent très communes, c'est surtout dans le but de pouvoir disposer de plusieurs exemplaires de chacune d'elles, me permettant des observations complètes sur leurs aptitudes visuelles, me permettant de faire suivre l'étude de la structure de l'organe de l'étude de son fonctionnement : réfraction, accommodation, étendue du champ visuel.

L'étude de l'iris et de la région ciliaire ont fait l'objet d'études étendues et récentes de la part de GRYNFELT (102, 103, 104, 105, 106) et de GRYNFELT et DEMELLE (109). Mes observations concordent avec celles de ces auteurs. La structure du cristallin et de son appareil suspenseur se rapproche étroitement de celle de la Truite. C'est pourquoi cette étude comparée est consacrée aux régions de l'œil les plus incomplètement connues et qui présentent cependant de grandes variations d'un groupe à un autre. Je décrirai donc surtout la rétine, je donnerai aussi des descriptions de la choroïde, de la sclérotique et de la cornée. Une étude sera, aussi, faite de la morphologie du chiasma des nerfs optiques.

II

La sclérotique, le pli conjonctival et la cornée transparente.

* Elle a fait l'objet de travaux déjà anciens de BERGER (27, 28), de LANGHANS (158), de KÖLLIKER (136 *bis*).

D'une manière générale elle est variable dans sa morphologie que les précédents auteurs ont ramenée à quatre types :

1° La sclérotique est simplement fibreuse, comme cela s'observe chez les Siluridés et les Blenniidés.

2° Elle est en partie fibreuse, en partie cartilagineuse : c'est le cas d'un grand nombre de Téléostéens.

3° On peut y rencontrer une portion osseuse, une portion cartilagineuse, une portion fibreuse.

4° Il ne peut y avoir enfin qu'une zone fibreuse, complétée par une plaque osseuse, comme cela s'observe chez *Tetragopterus*.

Ainsi la région fibreuse se rencontre dans tous les cas alors que os ou cartilage peuvent être absents.

BERGER a observé sur la trame fibreuse de la sclérotique du Brochet la présence de cellules graisseuses.

De plus, il a trouvé à la sclérotique d'*Orthogoriscus mola* un aspect irisé qu'il a attribué à la présence de cristaux. Mais il ne décrit aucune cellule servant de substratum à ces cristaux. Il me semble que cet aspect est plutôt dû à la présence contre la sclérotique de fragments de la membrane la plus externe de la choroïde, membrane riche en iridocytes.

Les plaques cartilagineuses, souvent étendues, sont particulièrement importantes au niveau du prolongement de l'axe optique.

Les parties osseuses, quand elles existent, sont toujours réduites, elles forment deux boucliers situés à la partie nasale et à la partie temporale du bulbe oculaire. Chez *Gasteropelecus* ces boucliers se rapprochent jusqu'à se fusionner.

Chez *Centrolophus* et *Megalops* la région osseuse recouvre le cartilage. FRANZ (86).

Parmi toutes les espèces qui ont constitué mon matériel d'étude, j'ai constaté l'existence d'une sclérotique épaisse constituée de fibres et de cartilage. Très généralement la région fibreuse est la plus étendue. Elle offre les caractères histologiques que j'ai décrits chez la Truite. La région cartilagineuse, toujours constante, même chez les Siluridés et les Blenniidés, contrairement à l'opinion de BERGER, forme un anneau assez irrégulier autour de l'*ora serrata*. La plaque centrale peut faire défaut comme cela s'observe chez les Siluridés, les Anguillides, les Lophobranches.

Il existe quelques cas où la région cartilagineuse est plus étendue que la région fibreuse. C'est le cas des Pleuronectes et surtout de *Gasterosteus aculeatus* où la sclérotique se montre

entièrement cartilagineuse et où elle se montre renforcée de place en place par des épaissements cartilagineux orientés du côté du globe oculaire (voir fig. 23).

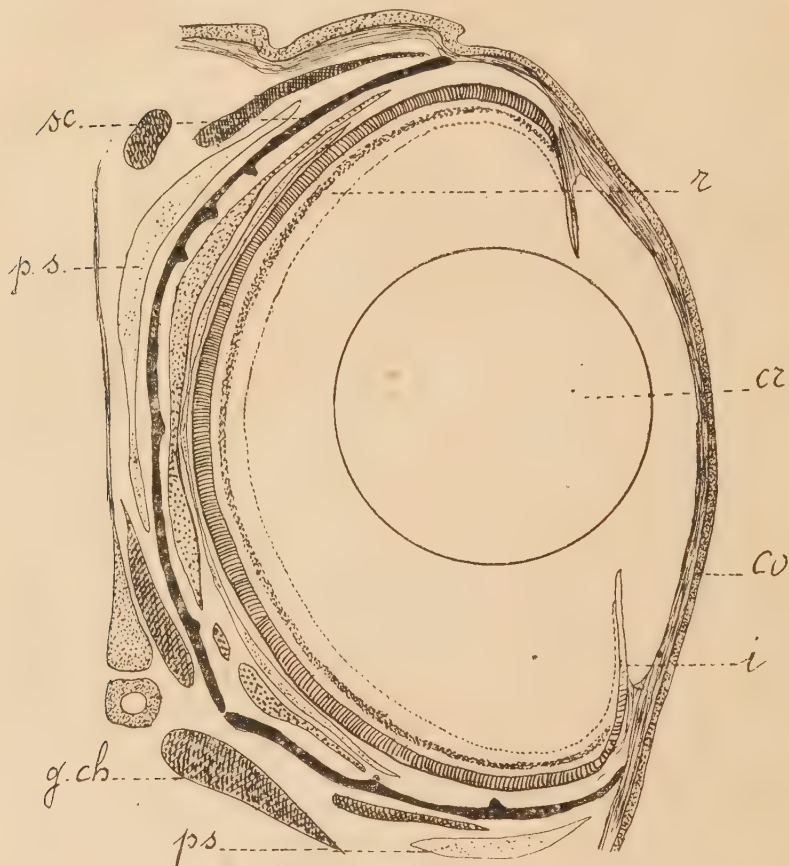


Fig. 23. — Coupe transversale verticale de l'œil de *Gasterosteus aculeatus*.
co. = cornée ; cr. = cristallin ; g. ch. = glande choroïdienne ; i. = iris ;
p. s. = poche séreuse ; sc. = sclérotique. $\times 26$.

Le pli conjonctival et la cornée. — L'étude de la morphologie de la cornée transparente a révélé chez un certain nombre de Poissons l'existence de dispositions très variables dans leur structure comme le montrent particulièrement les observations de HARMS et plus récemment du Dr ROCHON-DUVIGNEAUD.

En 1914, HARMS (113 bis) s'attache à l'étude de la cornée de

quelques Poissons de fond. Dans son mémoire, il rappelle la description de l'œil de *Boleophthalmus sculptus* Günther faite par VOLZ en 1908 et celle de l'œil des Rhinophidés donnée ensuite par BAUMEISTER (20); il étudie à son tour l'œil de l'Anguille, d'un Lepadogaster et de *Cottus gobio* et conclut chez ces espèces à l'existence, immédiatement au-dessus de la lame antérieure de la cornée, d'un sac conjonctival. De plus, il assimile la lame antérieure de la cornée à la calotte protectrice ou lunette de l'œil des Serpents. L'ensemble de ces dispositions a pour effet, selon HARMS, de protéger l'œil contre les particules dures qui abondent plus ou moins dans les milieux où vivent ces poissons.

En 1916, le Dr ROCHON-DUVIGNEAUD (211), dans une étude de la cornée chez les Vertébrés qui rampent, réfute les conclusions de HARMS et signale chez le Congre l'existence d'une couche intermédiaire entre l'épithélium cornéen et la cornée proprement dite. Cette couche fibreuse lui paraît prendre origine au niveau de l'angle externe des poches séreuses orbitaires. Sa présence permet à l'œil de se mouvoir sous une enveloppe cutanée immobile et cette présence paraît coïncider avec l'absence de pli conjonctival. D'où, selon le Dr ROCHON-DUVIGNEAUD, deux modes d'articulation du segment antérieur de l'œil : 1° « par la formation d'une conjonctive » ; 2° « par le clivage de la cornée en deux lames mobiles l'une sur l'autre moyennant une couche feuilletée intermédiaire » ; cette disposition a été décrite, par lui, chez le Congre et la Lamproie.

Ainsi les travaux les plus récents et les plus complets sur la cornée des Poissons y révèlent des dispositions très dissimilaires et paraissant jouer un rôle physiologique important : protection et mobilité de l'œil.

J'ai repris l'étude de la cornée chez un certain nombre de Poissons afin de vérifier les conclusions des précédents auteurs, de les compléter quant à la structure histologique des différentes couches de la cornée et de voir si les dispositions décrites sont rigoureusement spéciales aux espèces étudiées ou s'il est possible de les retrouver plus ou moins modifiées chez d'autres individus.

Pour cela, je me suis adressée à l'Anguille commune dont le mode de locomotion rappelle celui du Congre, à un Siluridé,

Clarias batrachus L. dont le comportement biologique se rapproche de celui des Poissons de fond observés par HARMS. Enfin j'ai étudié la Truite, la Perche, la Carpe et la Tanche.

Les coupes ont été faites dans des yeux en place dans l'orbite afin de voir les relations entre la cornée et les zones tégumentaires avoisinantes.

Chez l'Anguille, tout repli conjonctival fait absolument défaut. La cornée se montre particulièrement épaisse. Sa largeur, en son centre, est de 0 mm. 18 chez une Civelle de 11 millimètres de longueur (fig. 24), elle est de 0 mm. 20 chez l'Anguille adulte. Elle comprend un épithélium antérieur, un épithélium postérieur, avec, entre les deux, une zone intermédiaire fibreuse.

L'épithélium antérieur comprend un nombre d'assises de cellules variable suivant les régions étudiées. Ce nombre est de cinq environ au centre de la cornée. Il croît à mesure que l'on se rapproche de la périphérie ; au niveau de l'*ora serrata*, il est d'environ une dizaine. A ce même niveau, il existe, entre les strates épithéliales, des cellules muqueuses caliciformes remarquables par leur nombre et leur taille. Elles sont souvent groupées par quatre ou cinq et leur hauteur est parfois supérieure à la moitié de la hauteur totale de l'épithélium. Tout élément glandulaire fait défaut au centre de la cornée. L'épithélium est doublé sur toute sa longueur par une basale très mince.

L'épithélium postérieur est formé d'une seule assise de cellules aplaties tangentiellement.

La zone fibreuse intermédiaire comprend deux régions très nettes. La plus externe, celle qui double l'épithélium, est la plus importante. Sur les coupes, elle se distingue par sa teinte rouge plus intense après les colorations à l'éosine. Elle se montre constituée de fibres conjonctives parallèles, serrées les unes contre les autres et réunies entre elles par d'autres fibres conjonctives à directions à peu près perpendiculaires aux précédentes. Cette disposition est fréquente dans le tissu conjonctif dermique des vertébrés inférieurs. Cette région est constituée par le prolongement de fibres conjonctives qui forment sous la peau un revêtement important et continu auquel viennent s'ajouter les prolongements d'un faisceau de fibres de même

nature qui prend naissance au niveau des capsules olfactives, longe ensuite le bord supérieur des poches séreuses péri-oculaires et s'unit enfin aux fibres conjonctives dermiques (fig. 24). Au-dessus de cet ensemble s'étend la région interne de la couche fibreuse constituée par le tissu propre de la cornée, prolongement de la sclérotique. Ce tissu est formé d'un ensemble de fibres conjonctives dont la disposition est analogue à celle

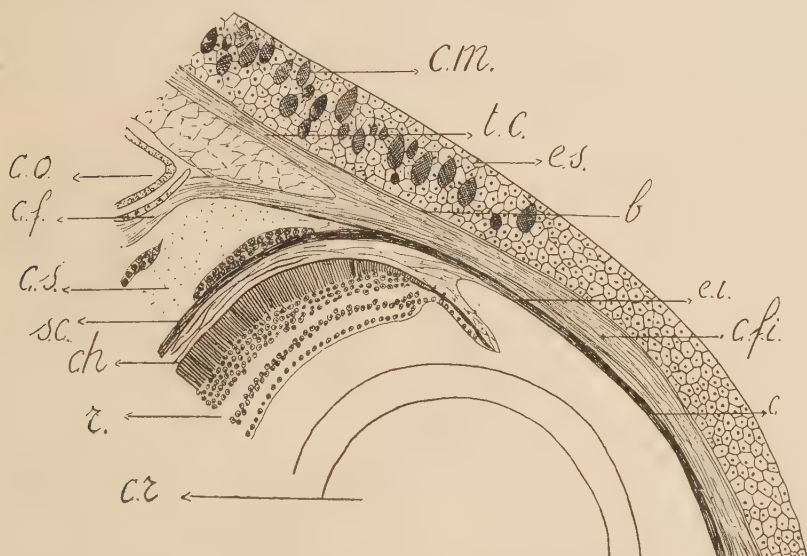


Fig. 24. — Coupe verticale, demi-schématique de la région supérieure de la cornée et de l'orbite chez *Anguilla anguilla* L.

b. = basale; c. = cornée; c. f. i. = couche fibreuse interne; c. f. = couche fibreuse; ch. = choroïde; c. m. = cellule muqueuse; cr. = cristallin; c. s. = cavité séreuse; c. o. = capsules olfactives; e. s. = épithélium supérieur ou antérieur; e. i. = épithélium interne ou postérieur; r. = rétine; sc. = sclérotique; t. c. = tissu conjonctif. $\times 100$.

déjà indiquée dans la région externe. Leur réseau est cependant plus lâche, et les éléments nucléés y sont plus abondants.

Ces différentes couches sont, sur toute leur longueur, entièrement en contact les unes avec les autres.

Chez *Clarius batrachus* L. il existe un repli conjonctival assez peu développé, mais cependant très visible à l'examen macroscopique. Chez un individu de 15 centimètres de long, il atteint environ 0 mm. 5 de profondeur. La cornée présente dans son

ensemble les dispositions décrites chez l'Anguille avec les quelques différences que je vais indiquer. L'épithélium antérieur n'offre qu'un nombre réduit d'assises de cellules allant de trois au centre de la cornée à cinq ou six à la périphérie. Les cellules glandulaires s'y rencontrent dans les mêmes régions que chez l'Anguille mais leur nombre et leur taille sont plus réduits; de plus elles sont toujours isolées les unes des autres.

La région intermédiaire fibreuse offre comme chez l'Anguille deux zones distinctes mais d'épaisseur moindre. Ces deux zones ont avec les régions voisines, dermes, capsules olfactives, poches séreuses et sclérotique les rapports que nous avons indiqués dans la précédente description.

Chez la Truite commune, ainsi que le montre la figure 25, dessin demi-schématique d'une coupe pratiquée chez un individu dont la taille, 2 cm. 5 de longueur, permettait d'obtenir facilement des sections totales de l'œil en place dans l'orbite, on voit l'épithélium antérieur constitué, en son centre, de deux assises de cellules aplaties tangentiellement. Dans les régions périphériques de la cornée le nombre de ces assises ne dépasse jamais un maximum de quatre. Les éléments glandulaires, qui font toujours défaut au centre, apparaissent sur les bords particulièrement au niveau du repli conjonctival ici très marqué. Ces cellules glandulaires sont toujours rares, de petite taille et isolées les unes des autres.

L'épithélium postérieur offre les caractères de celui de l'Anguille et du *Clarias*.

La zone fibreuse intermédiaire, particulièrement réduite, est formée presque entièrement par le tissu propre de la cornée. La zone externe, très réduite, ne comprend que quelques fibres conjonctives provenant en partie du derme sous-jacent et d'un très mince faisceau conjonctif qui apparaît au niveau des capsules olfactives et vient doubler, comme dans l'Anguille et le *Clarias*, la couche conjonctive dermique.

Ces formations conjonctives et le tissu propre de la cornée ont la structure indiquée dans les exemples précédents.

Des structures semblables dans leurs grandes lignes se retrouvent chez la Truite adulte, la Perche, la Carpe et la Tanche, avec, pour cette dernière, une épaisseur des couches constitutives de la cornée pouvant atteindre le double de celle de la Truite.

De l'étude comparée de la cornée chez ces quelques Téléostéens on peut déduire les conclusions suivantes :

La morphologie de la cornée est variable chez les Poissons. Ces variations ne portent que sur l'importance des couches constitutives de la cornée, mais non sur leur nombre qui reste constant. Seules, les régions les plus externes subissent les modifications les plus accusées. Le tissu propre de la cornée et l'épithélium postérieur ont montré des caractères presque semi-

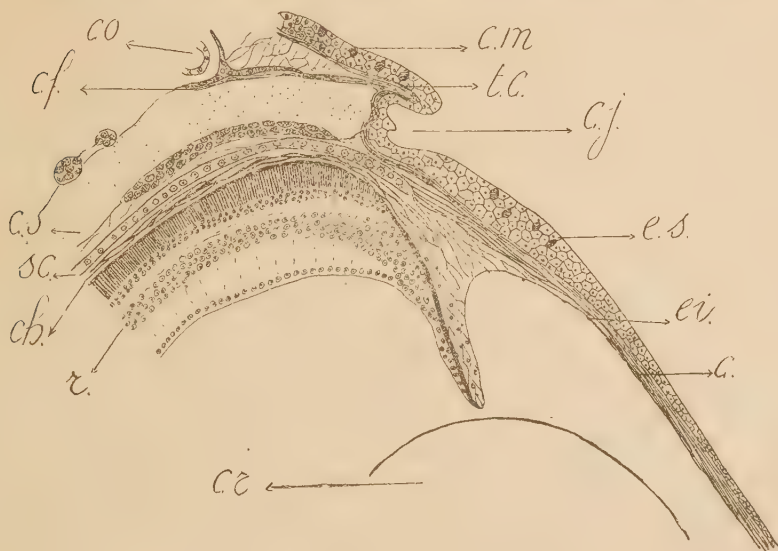


Fig. 25. — Coupe verticale, demi-schématique de la région supérieure de la cornée et de l'orbite chez un alevin de *Salmo fario* L. de 2 cm. 5. Mêmes indications que pour la figure 1. $\times 400$.

blables dans les six espèces étudiées. Ces modifications ont atteint leur maximum chez l'Anguille, le Clarias et ensuite la Tanche, poissons qui rampent ou se tiennent le plus souvent dans des fonds vaseux ou sableux. Il semble donc qu'elles aient un rôle important dans la protection de l'œil et que leur présence soit en rapport avec l'habitat et la biologie du poisson.

En aucun cas, je n'ai constaté l'existence du sac conjonctival intra-cornéen signalé par HARMS. Un défaut de fixation entraîne souvent le décollement des couches fibreuses de la cornée. L'observation de HARMS a dû être faite sur des pièces mal fixées.

La couche feuilletée intermédiaire décrite pour la première

fois, et seulement chez le Congre, par le D^r ROCHON-DUVIGNEAUD existe aussi chez l'Anguille. Elle n'est pas particulière aux poissons privés de repli conjonctival; je l'ai observée, bien développée, chez le *Clarias batrachus* L. Elle existe aussi, mais très réduite, chez la Perche, la Carpe, la Tanche et la Truite. Son importance est en raison inverse de celle du repli conjonctival, ce qui renforce l'opinion émise par le D^r ROCHON-DUVIGNEAUD quant au rôle de cette formation fibreuse dans la mobilité du segment antérieur de l'œil.

III

Membrane vasculaire; la choroïde.

a) Historique.

La choroïde des Téléostéens ne paraît avoir fait l'objet que de travaux déjà anciens bien qu'elle présente des particularités remarquables et bien spéciales à ce groupe de Poissons: glande choroidienne, iridocyte, et une dépendance, le procès falciforme. Le travail le plus important et dont W. FRANZ (86) a fourni une bonne analyse à cet égard est celui de BERGER (27-28) qui distingue du côté interne une chorio-capillaire, du côté externe une couche plus richement vascularisée encore et enfin, entre les deux, une portion pigmentée et chargée d'iridocytes. C'est grâce à cette riche vascularisation que la choroïde des Téléostéens paraît plus épaisse que dans tous les autres groupes de Vertébrés et offre un aspect spongieux.

La glande choroidienne a été considérée par BRASS (33) et VOLZ (250) soit comme une glande, soit comme un muscle, bien que MÜLLER (178) et VIRCHOW (248) aient établi d'une manière nette qu'il s'agissait d'un réseau admirable formé par les ramifications de l'artère ophthalmique.

Sa présence paraît constante chez tous les Téléostéens sauf chez l'Anguille, d'après BERGER.

Sa forme est sujette à certaines variations, pour ZIEGENHAGEN (254); chez les Gadidés où cette formation paraît atteindre son maximum de développement on pourrait observer une

forme rappelant celle d'un fer à cheval; les branches en seraient assez rapprochées dans le genre *Merlucius*; leur développement serait inégal, d'où forme asymétrique chez le genre *Rhombus*.

D'une manière générale les *Pleuronectes* ne posséderaient qu'une glande choroidienne réduite, ne formant qu'un lacet assez étroit et ramifié dans le cas de *Zeus faber* comme l'a constaté DEYL (69).

A côté de la glande choroidienne, la région vasculaire présente une autre formation, le corps lentiforme, deuxième réseau admirable formé aux dépens de l'artère hyaloïdienne. On le rencontre en particulier chez un grand nombre de Cyprinides, selon TILNIUS (237) et VIRCHOW. Il peut parfois pénétrer entre les branches du corps choroïdal.

Les iridocytes affectent des formes en plaquette ou en filament. On les rencontre sur la couche chorio-capillaire où ils constituent le *tapetum* ou bien encore, situés plus extérieurement, ils contribuent à former l'*argentea*.

Il est fréquent de constater chez les Téléostéens un développement assez réduit du *tapetum*.

BRUCKE (42) a décrit chez *Pomatomus telescopius*, espèce des grands fonds, une chorio-capillaire fortement pigmentée, disposition qui se retrouve chez *Labrax*, *Polyprion*, *Chorinemus*, *Pelamys*, *Prionurus*.

D'après BRAUER (34), les Poissons de mer profonde seraient d'une manière générale pourvus de *tapetum*.

L'*Argentea* est située plus extérieurement que le *tapetum*. On la considère le plus souvent comme appliquée sur la face interne de sclérotique. Dans certains cas elle a été confondue avec le *tapetum*, c'est ce qui ressort des descriptions faites par BRAUER sur *Stylophthalmus*, *Evermanella*, *Nioscopelus*, *Macrurus*, *Dolichopterix*, *Disomma anale* et *Opistoproctes*.

Le développement de cette membrane présente des variations appréciables dans les différents groupes de Téléostéens comme l'a constaté BERGER. Sa structure histologique présente également des variations qui ont permis de distinguer une *argentea* cellulaire et une *argentea* fibreuse selon que le carbonate de guanine est réparti dans les cellules sous forme de plaquettes ou de granulations ou qu'il paraît disposé sur des

filaments groupés en faisceaux. Les Salmonides fourniraient un exemple du premier type, le *Leptocephalus* un exemple du deuxième, selon BERGER.

J'ai indiqué au sujet de l'épithélium pigmentaire rétinien (p. 29) les principaux travaux ayant trait à la structure des cristaux de guanine.

Enfin, il existerait chez certaines espèces, dans la région équatoriale de l'œil un élargissement de la choroïde que BRAUER a figuré chez *Stylophthalmus* et FRANZ (84) chez *Lophius piscatorius*. Il s'agirait là d'un espace permettant le passage de différents vaisseaux sanguins.

b) Recherches personnelles.

Chez les différentes espèces qui ont constitué mon matériel d'étude, la choroïde s'est toujours montrée comme une membrane épaisse riche en pigment et en vaisseaux sanguins et dans laquelle il est possible, en général, de distinguer les différentes régions que j'ai indiquées chez la Truite, avec des variations plus ou moins nettes selon les espèces.

a) La région cavitaire paraît constante chez toutes. Elle occupe comme dans le cas de la Truite la partie la plus externe de la choroïde et elle se montre délimitée par un endothélium périphérique très mince.

Chez la Truite cette région offrait l'aspect d'une cavité unique. Semblable disposition ne se retrouve pas toujours. C'est ainsi que le Congrè et l'Anguille présentent un réticulum à larges mailles formées par un endothélium mince, avec, retenu dans ces mailles, un liquide identique à celui des poches séreuses de la Truite. Cette disposition est particulièrement nette chez le Congrè dans la région voisine du nerf optique. Mon maître, le Dr A. ROCHON-DUVIGNEAUD a reconnu une structure semblable dans la choroïde des Sélaciens et de *Petromyzon marinus*.

Chez tous les autres Téléostéens que j'ai étudiés à cet égard la région cavitaire n'offre qu'une poche unique. Cette poche atteint son maximum de développement chez les Salmonides. Chez un exemplaire de *Salvelinus fontinalis* de 55 millimètres de longueur j'ai constaté une largeur maximum de 400 μ .

Les Pleuronectes présentent aussi cette formation dans un état de développement marqué, *Pleuronectes flesus* offre dans la région du fond de l'œil une cavité profonde de 250 μ .

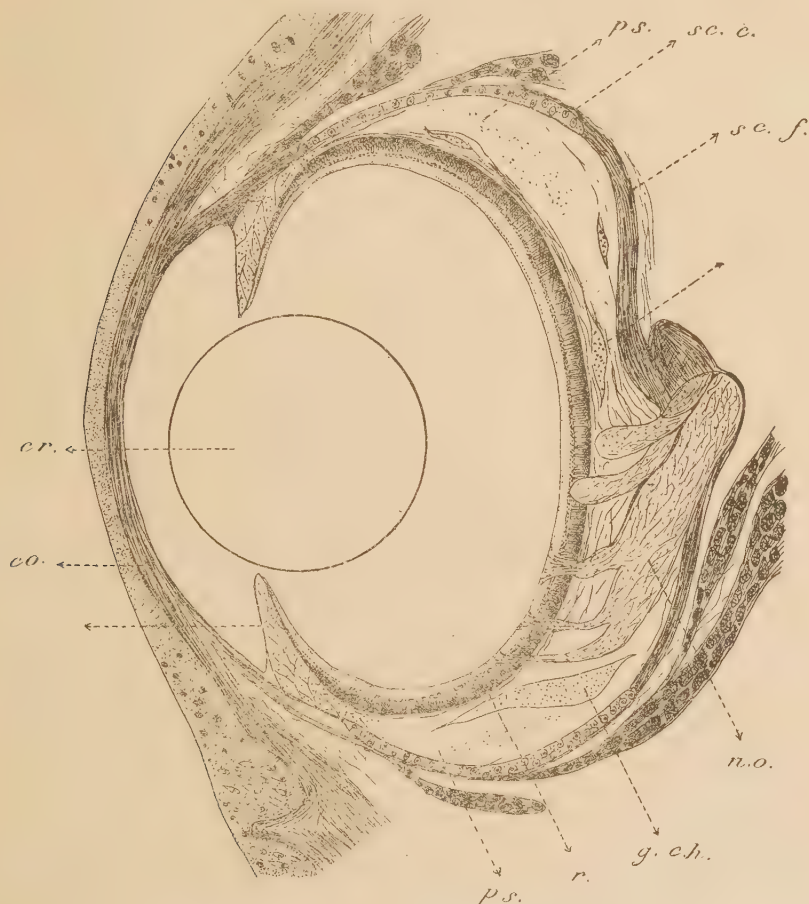


Fig. 26. — Coupe verticale de l'œil de *Ameiurus nebulosus*.

co. = cornée ; cr. = cristallin ; g. ch. = glande choroïdienne ; i. = iris ; n. o. = nerf optique ; p. s. = poche séreuse ; r. = rétine ; sc. c. = sclérotique cartilagineuse ; sc. f. = sclérotique fibreuse. $\times 30$.

Chez *Lophius piscatorius* cette cavité présente un volume à peu près égal à celui de la glande choroïdienne.

Cottus bubalis et *Gobius jozo* possèdent comme les Salmonides une large poche sous-sclérale. Chez *Cottus bubalis* elle

mesure une épaisseur maximum de 400 μ . Chez *Gobius joso* 350 μ .

Les deux espèces de Siluridés que j'ai pu me procurer, *Ameiurus nebulosus* et *Clarias batrachus* en sont également pourvus ; mais, alors que chez la plupart des autres Téléostéens cette poche atteint son maximum d'épaisseur au fond de l'œil, chez *Ameiurus nebulosus* on observe une disposition inverse : les parois de la poche sont rapprochées dans le voisinage du point de pénétration du nerf optique et elles s'écartent dans les régions périphériques du globe oculaire.

Un cas analogue, mais moins accentué, se rencontre chez les Labridés : *Labrus mixtus* et *Crenilabrus mediterraneus* en particulier.

Chez les Cyprinidés la morphologie de cette poche rappelle la morphologie de celle des Salmonides, mais ses dimensions sont souvent plus réduites. Chez *Cyprinus carpio* et *Carassius auratus*, on peut encore observer un développement assez grand, mais il y a une forte réduction chez *Brama brama* et *Rhodeus amarus*.

Cette même réduction existe chez *Syngnathus* et *Hippocampus*. Enfin cette poche peut, en s'appliquant contre la sclérotique, former une sorte de nappe séreuse d'épaisseur réduite mais à peu près égale en tous ses points et qui double la sclérotique sur presque toute sa surface. C'est ce que l'on peut rencontrer chez *Scomber scomber* et *Gasterosteus aculeatus*. Une réduction également très grande a été observée chez *Periophthalmus kohltreuteri* par le D^r A. ROCHON-DUVIGNEAUD.

Il est à remarquer que, d'une manière générale, la cavité séreuse se trouve placée au même niveau que la portion fibreuse de la sclérotique. Elle semble disposée pour jouer un rôle de coussinet protecteur pour l'œil quand le Poisson subit des pressions considérables. La glande choroïdienne, la poche séreuse intraoculaire et la portion souple de la sclérotique semblent disposées pour jouer synergiquement le rôle d'un appareil élastique sur lequel repose directement la rétine.

Elle est uniquement l'apanage des Téléostéens : les Cyclostomes et les Sélaciens en sont dépourvus.

Cette formation paraît avoir quelque rapport avec l'élargissement de la choroïde figuré par BRAUER chez *Stylophthalmus* et

par FRANZ chez *Lophius piscatorius*. Il y a évidemment une très grande ressemblance de forme et de situation, mais il ne me semble pas que l'on puisse attribuer à la poche séreuse choroïdienne des Téléostéens un rôle dans la vascularisation de l'œil, ainsi que cela a été fait dans le cas des deux espèces citées plus haut.

Je dois enfin rappeler que, dans un schéma général de l'œil chez les Poissons, WIEDERSHEIM mentionne un espace lymphatique sus-choroïdien.

3) *La zone pigmentée moyenne*, homologue de la *supra choroïdea* des Mammifères paraît constante chez les diverses espèces que j'ai étudiées. Comme dans le cas de la Truite, son épaisseur est réduite et elle se montre constituée de fibres conjonctives à peu près parallèles chargées de cellules pigmentaires. Parfois ces fibres, toujours comme chez la Truite, s'écartent pour délimiter de petites cavités séreuses ; ce fait est facile à observer chez le Cyprin, le Rotengle en particulier.

Le pigment est réparti d'une manière uniforme et abondante chez les Salmonides. On ne le retrouve que sous forme de plages espacées et peu étendues chez le Poisson-chat et le Congre. Chez les Cyprins, je l'ai observé localisé tout particulièrement dans la partie inférieure du globe oculaire, au-dessous du point d'épanouissement du nerf optique et là il est réparti, soit comme dans le cas de la Truite, sur des lames conjonctives parallèles, soit sous forme d'amas plus ou moins globuleux logés dans les intervalles laissés entre elles par ces fibres.

Enfin, chez les espèces riches en cristaux de guanine dans leurs parois oculaires, cette zone pigmentée moyenne offre une épaisseur plus grande. Sur les coupes, elle se reconnaît à son aspect uniforme et à sa couleur grisâtre quels que soient les colorants employés. La structure conjonctive fibreuse est alors impossible à déceler, l'abondance de guanine masquant cette structure. La bande de guanine forme parfois toute l'épaisseur de la couche ainsi qu'on peut l'observer en de nombreuses régions assez étendues des parois oculaires de la Brème. Dans d'autres cas, tel celui des Labres (*Labrus mixtus*) et du Maquereau, elle se double intérieurement d'une zone pigmentée.

L'existence de guanine me paraît constante dans la zone pigmentée moyenne de la choroïde des Téléostéens. Elle con-

stitue, avec les éléments conjonctifs sur lesquels elle est répartie, l'*argentea* de BERGER. Elle se reconnaît facilement à l'examen macroscopique des parois oculaires par le reflet irisé qu'elle leur communique. Sur les coupes, elle est difficile, souvent impossible à déceler lorsqu'elle n'existe qu'en très faible quantité; c'est pourquoi je n'ai pas insisté sur sa présence dans l'étude histologique de la choroïde de la Truite. Parmi les différentes espèces dont j'ai établi précédemment la liste il me paraît que les Labres, en particulier *Labrus mixtus*, le Maquereau, *Scomber scomber*, en sont bien pourvus, de même que les Cyprins, parmi lesquels la Brème atteint le maximum de richesse en guanine.

γ) *La glande choroïdienne*. — Elle me paraît également constante chez les Téléostéens. J'ai signalé que BERGER niait son existence chez l'Anguille. Cette opinion ne me semble pas exacte, chez l'Anguille, de même que chez le Congre, espèce très voisine de l'Anguille comme l'on sait et dont la structure des yeux présente de grandes analogies avec la structure des yeux de l'Anguille, j'ai constaté dans le voisinage du nerf optique et tout particulièrement au-dessous de ce nerf la présence d'un réseau admirable dont la situation, la forme et la constitution rappellent de très près la glande choroïdienne des Téléostéens. Cette formation est visible à l'examen macroscopique des yeux de ces deux espèces : à son niveau la paroi oculaire est plus épaisse et prend l'aspect spongieux que l'on rencontre ordinairement sur des sections au scalpel de la glande choroïdienne. Toutefois chez le Congre et l'Anguille, la glande choroïdienne est réduite : chez le Congre j'ai constaté l'existence d'un réseau admirable de 100 μ d'épaisseur sur 150 μ de longueur. L'exiguité de ces dimensions me paraît être la cause de l'erreur de BERGER.

Chez le Poisson-chat (voir fig. 26) j'ai constaté également une forte réduction de la glande choroïdienne. Là encore elle est localisée au-dessous du point de pénétration du nerf optique ou, plus exactement, au-dessous de la branche terminale la plus inférieure de ce nerf.

Chez les autres espèces, la glande choroïdienne bien développée atteint d'une manière générale son épaisseur maximum dans la partie inférieure du globe oculaire. Il est fréquent

d'observer — chez les Salmonides et les Cyprinidés, en particulier — l'existence d'épais tractus conjonctifs qui, pénétrant dans ce réseau y délimitent des tronçons de diamètre variable. Cette infiltration d'éléments conjonctifs s'observent en général dans les régions de la choroïde les plus proches de la périphérie du globe oculaire. Les amas vasculaires ainsi délimités peuvent correspondre au corps lentiforme décrit par WIRCHOW et TILENIUS. Je ne saurais toutefois affirmer cette homologie, n'ayant pu observer le mode de formation de cette région vasculaire.

Il arrive souvent que les tractus conjonctifs que je viens de



Fig. 27. — Glande choroïdienne de *Scardinius erythrophthalmus* avec pigment. *p* = pigment; *v. s.* = vaisseau sanguin. $\times 65$.

décrire se chargent de pigment qui peut devenir assez dense pour former de véritables amas. C'est ce que l'on peut observer près de l'extrémité distale de la branche inférieure de la glande choroïdienne de *Scardinius erythrophthalmus* (fig. 27).

4° La couche chorio-capillaire est bien développée chez toutes les espèces avec cependant des variations d'épaisseur qui atteignent leur maximum chez les Cyprins et Salmonides, alors que l'on peut observer une réduction marquée chez les Lophobranches, le Congre et les Pleuronectes. Chez le Congre et l'Anguille, le diamètre des vaisseaux est supérieur à celui que présentent les vaisseaux de la chorio-capillaire des autres Téléostéens, il semble que soit compensée ainsi la réduction marquée de la glande choroïdienne de ces deux espèces.

Chez *Pleuronectes flesus* les vaisseaux offrent une section aplatie dans le sens perpendiculaire à la surface de la rétine.

La richesse en pigment varie aussi suivant les espèces.

Il est plus dense chez le Congre, l'Anguille, le Poisson-chat que chez la majorité des autres espèces.

IV

Rétine.

a) Historique.

L'épithélium pigmentaire, constant chez tous les Poissons osseux est constitué d'une manière générale, comme chez la Truite, par une assise de cellules de dimensions assez grandes avec des prolongements qui atteignent la limitante externe.

Une des caractéristiques de cette région est de présenter à côté des granulations de pigment des dépôts de guanine, au moins chez certaines espèces assez nombreuses.

Pigment et granules de guanine ne sont pas uniformément répartis dans toute l'étendue de l'épithélium. C'est ainsi que HESS en 1910 trouve une pigmentation plus abondante dans la région du fond de l'œil que dans les régions voisines de l'*ora serrata*.

SCHIEFERDACKER (224-225) signale une abondance de guanine très marquée dans la région de la rétine pourvue de la meilleure acuité. Telle observation a été faite chez le Gardon, chez la Brème où la guanine s'observe sur une surface égale aux deux tiers de la surface totale de l'épithélium pigmentaire. Chez le Sautereau, sa répartition est plus étendue encore.

II. MÜLLER (178) en 1856 avait observé que la guanine abonde surtout dans la moitié supérieure de l'œil. Il peut arriver que cette abondance soit telle que par la teinte brillante et blanchâtre qu'elle donne alors au fond de l'œil il soit possible de conclure que l'on a affaire à des espèces albinos ainsi que l'admit HANNOVER. La présence de guanine n'est pas constante dans toutes les rétines de Téléostéens. Il est très généralement reconnu qu'elle existe chez un grand nombre de Cyprinidés et

de Percidés et que la Brème en possède en quantité particulièrement notable.

L'existence de guanine dans les rétines de Poissons fut observée la première fois par DELLE CHIAIE (52) qui, décrivant des granules brillants et blanchâtres, leur donna le nom d'ophthalmolithes. C'est à KÜHNE (145) que l'on doit de connaître la composition de ces grains, c'est lui qui assez récemment les trouva formés de cristaux de guanine et insista sur leur présence dans l'épithélium pigmentaire rétinien.

Le pigment paraît constant dans toutes les espèces, mais son abondance et sa répartition sont variables d'un groupe à un autre. Les prolongements de l'épithélium, prolongements qui viennent se mettre en contact avec la limitante externe manquent, d'après FRANZ (85), chez deux Anguillidés : *Coloconger* et *Siphonocephalus*. De plus, chez ces espèces le pigment est peu dense.

Les Poissons de mer profonde, selon BRAUER (34-35), possèdent une formation spéciale de l'épithélium pigmentaire qui serait une conséquence de la vie à l'obscurité. Chez la plupart de ces espèces l'épithélium pigmentaire atteint la moitié de la largeur de la rétine, tel est le cas d'*Orenodes Niger* par exemple.

Les parties latérales des yeux de Poissons télescopes, toujours d'après les observations de BRAUER seraient dépourvues de pigment.

Chez *Malacosteus indicus*, FRANZ (85) indique une couche particulière entre les cellules pigmentaires et les cellules visuelles. Ce serait une assise irrégulière, sans noyau, surtout développée au voisinage de l'axe optique. Cette formation est considérée comme une sécrétion des cellules pigmentaires. *Crenilabrus* possède une disposition semblable. Chez ce dernier genre, EMERY (77) en 1876 et BERGER (27-28) signalent en outre des cristaux en forme d'aiguille dans les prolongements de l'épithélium pigmentaire.

Enfin il convient de rappeler que pigment et guanine peuvent subir des migrations à l'intérieur des cellules de l'épithélium, migrations déterminées par un séjour à la lumière ou à l'obscurité. Nous reviendrons d'une manière plus étendue sur cette particularité dans l'étude de la sensibilité de la rétine à la lumière.

Enfin W. FRANZ (85), rappelant l'existence de gouttes huileuses dans l'épithélium pigmentaire de la rétine des Batraciens, signale qu'aucune disposition semblable n'a été retrouvée chez les Poissons. Ce fait ne me paraît pas avoir été décrit ultérieurement.

Les cônes et les bâtonnets. — Leur forme et leurs dimensions présentent de grandes variations dans les différents groupes de Téléostéens. Les premiers travaux importants sur la morphologie de ces éléments sont dus principalement à H. MÜLLER (178), SCHULTZE (227), KRAUSE (142). Ces différents auteurs et leurs successeurs s'accordent pour reconnaître aux Téléostéens des cônes le plus généralement volumineux, en forme de bouteille, avec des segments externes courts et étroits. Leur noyau se trouve au-dessous de la limitante externe. Selon CAJAL (45-46) le corps des cellules à cônes envoie, à travers la couche granuleuse externe, un prolongement qui se ramifie au contact de la couche plexiforme externe.

Les bâtonnets sont le plus souvent très longs et très fins. Le segment externe est particulièrement remarquable. Les noyaux des cellules à bâtonnets, toujours situés au-dessous de la limitante externe, s'étagent en des niveaux différents. De la région des noyaux, toujours selon CAJAL (45-46), part un prolongement étroit se terminant en boucle.

Le corps ellipsoïde des cellules visuelles est particulièrement étudié par KRAUSE (142) et HESS (117).

Les cônes les plus volumineux sont ceux de la Perche d'après GREEFF (99). Selon cet auteur, les cônes doubles y seraient nombreux, de même chez le *Leuciscus* où l'on peut distinguer quatre sortes différentes de cônes : une sorte constituée d'éléments gros et grands, une autre d'éléments grands et fins, une troisième d'éléments de petite taille, une dernière ne comprenant que des cônes doubles. FÜRST distingue également diverses catégories de cônes chez le Saumon qu'il répartit en cônes moyens, cônes intermédiaires et cônes en couple.

Chez le Brochet, REICH (207) décrit aussi des cônes doubles particulièrement nombreux, avec une forme remarquable : segment interne court et segment externe très fin et très long, rappelant ainsi le segment externe des bâtonnets qui chez cette

espèce, aurait des dimensions semblables à celles du segment externe des cônes, $1/10$ de millimètre environ. De même chez l'Ilippocampe et le Syngnathe cônes et bâtonnets se ressemblent beaucoup.

Les bâtonnets longs et filiformes se rencontrent chez la Perche, le Brochet, comme l'observe REICH en 1874. Cependant SCHULTZE (227) décrit chez la Perche, comme chez la Carpe, des bâtonnets plutôt cylindriques. Ce même auteur signale une partie filiforme dans le segment externe des bâtonnets du Brochet, même observation a été faite par HESS chez le *Chondrostoma*. Chez *Gobio fluviatilis* KRAUSE et PUTTER déterminent deux sortes de bâtonnets, l'une à segment interne filiforme et très long et à segment externe court, l'autre à segment interne court et à segment externe mince et très allongé. La première sorte rappelle les cellules à bâtonnet des rétines de grenouille.

FRANZ (83) signale un *Leptocephalus* japonais pourvu de bâtonnets ayant tous un segment interne en partie filiforme.

Récemment M. le Professeur ROULE et le Dr A. ROCHON-DUVIGNEAUD (217) décrivent chez *Blennius basiliscus* des bâtonnets très fins et des cônes beaucoup plus gros à segment externe en forme de paratonnerre s'élevant jusqu'à mi-hauteur des bâtonnets.

Les cônes et les bâtonnets sont les plus généralement représentés simultanément dans les rétines des Téléostéens. Il y a souvent prédominance de bâtonnets. PAPPENHEIN (194) trouve chez le Brochet douze bâtonnets pour un cône.

Chez l'Anguille, SCHULTZE (227) ne trouve que des bâtonnets; cependant KRAUSE (142), GRYNFELT et EUZIERE (110) figurent des cônes très nets dans la rétine de cette espèce.

Selon BRAUER (34) les poissons abyssaux ne possèdent que des bâtonnets, il y a cependant des exceptions, tel le cas des oucirolles.

Le Périophthalme ne possède, par contre, que des cônes d'après les observations de FRANZ et KARSTEN (130). Toujours d'après FRANZ, le Leptocéphale, cité plus haut pour la forme spéciale de ses cellules visuelles, n'offre qu'une rétine à bâtonnets seulement, de même les représentants du genre *Gnathoneurus* parmi les Mormyridés. Dans ce dernier cas, au lieu de former une assise continue comme cela se produit générale-

ment, les bâtonnets sont groupés en faisceaux, laissant entre eux des espaces vides.

Dans leur étude sur l'œil de la Blennie basilie, MM. ROULE et ROCHON-DUVIGNEAUD (217) signalent des faisceaux de bâtonnets séparés les uns des autres par un cône. Cette alternance d'un cône et d'un faisceau de bâtonnets avait été constatée précédemment par le Dr A. ROCHON-DUVIGNEAUD dans la rétine de la Rascasse (217). Il a été signalé autour des cônes et des bâtonnets une membrane ou manteau que GREEFF (99) a vu d'une façon particulièrement nette autour des segments externes des bâtonnets et du segment interne des cônes.

Comme chez tous les Vertébrés la *couche des grains externes* est constituée par le corps des cellules à cônes et des cellules à bâtonnets. Le plus souvent ces éléments sont situés au-dessous de la limitante externe. Cependant les noyaux des cônes de *Box salpa*, de *Salmo* et de l'Anguille seraient disposés en une assise surmontant la limitante externe d'après KRAUSE, FURST et CAJAL. Par contre, chez le Syngnathe et l'Hippocampe, KRAUSE et CHEVITZ (53) ont vu les noyaux des bâtonnets au-dessus de la même membrane alors que la couche granuleuse externe tout entière est constituée par les noyaux des cônes. A ce sujet, FRANZ fait remarquer avec juste raison qu'il serait important de savoir s'il s'agit d'yeux étudiés dans des conditions normales ou après avoir effectué un séjour plus ou moins prolongé à la lumière ou à l'obscurité.

En général, les éléments de la couche des grains externes sont petits et disposés sur plusieurs rangées dont le nombre varie avec les espèces. On en reconnaît le plus souvent quatre, toutefois la Tanche et la Brême en possèdent six, la Truite et le Brochet moitié moins.

CAJAL et GREEFF ont signalé quelques différences entre ces éléments, selon qu'il s'agit de cellules à cône ou de cellules à bâtonnet. Les premières, occupant la partie la plus externe de la couche, se reconnaissent à des dimensions plus grandes.

La *couche des grains internes* est toujours moins épaisse que la précédente. Sa région la plus externe est constituée de deux ou trois rangées de cellules horizontales observées pour la première fois par H. MÜLLER (178) qui leur donna le nom de cellules étoilées.

D'après SCHIEFFERDACKER (224) certains de ces éléments seraient dépourvus de noyau. D'après le même auteur et aussi d'après FRANZ, ce serait là des éléments de soutien. Cette opinion s'oppose à celle de CAJAL qui les considère comme des cellules ganglionnaires bien qu'il n'ait pu les colorer complètement au bleu de méthylène. C'est sur cet échec, et d'après des comparaisons avec des rétines de Ganoïdes et de Sélaciens, que SCHIEFFERDECKER et FRANZ fondent en grande partie leur opinion.

Au-dessous de ces cellules horizontales existent des cellules bipolaires. La présence de massues de LANDOLT est contestée chez les Téléostéens bien que REICH en ait décrit chez le Brochet.

Selon leur forme et leurs dimensions, GREEFF et CAJAL distinguent deux sortes de cellules bipolaires, les unes grandes et ramifiées à leur extrémité proximale sont en relation avec les bâtonnets, les autres plus réduites sont en relation avec les cônes.

Enfin, la région la plus interne de cette couche granuleuse est occupée par les cellules amacrines assez abondantes. Comme dans le cas des cellules bipolaires, on peut distinguer parmi elles deux catégories — selon leur situation et la forme de leurs terminaisons — ce serait les cellules amacrines diffuses et les *cellulas stratificadas* de CAJAL qui reconnaît aux cellules amacrines des Téléostéens une morphologie générale analogue à celle des cellules amacrines des Vertébrés supérieurs.

Les couches plexiformes sont considérées comme peu importantes, de par leur épaisseur et de par leurs éléments constitutifs.

Dans la couche plexiforme externe la présence de cellules horizontales a été signalée (PRENANT, 201).

La couche plexiforme interne a une apparence granuleuse. Le nombre de fibres disposées en plans parallèles, qui forment la totalité de son épaisseur, serait de cinq d'après CAJAL.

Les cellules ganglionnaires sont de dimensions assez grandes bien que REICH les signale plutôt réduites chez le Brochet. CAJAL a distingué plusieurs types parmi ces cellules selon leur mode de ramification.

La couche des fibres nerveuses est en général épaisse. MÜLLER trouve de nombreuses fibres myéliniques qui ne nuisent pas, toujours selon cet auteur, à la transparence de la rétine.

Chez l'Anguille MÜLLER vit ces fibres rayonner tout autour de la papille. HIRSCHBERG (121) obtint une image ophtalmoscopique semblable chez le *Leuciscus*. CAJAL, dans des préparations au bleu de méthylène, vit les fibres de la couche nerveuse groupées en amas comprenant chacun un ou deux cylindres axiaux épais avec, autour, des fibrilles nombreuses.

Les fibres de Müller sont épaisses et relativement volumineuses. L'ensemble de ces couches constitue une rétine relativement épaisse, chez la plupart des Téléostéens, mais cette épaisseur est soumise à des variations comme le montrent les mesures faites par MÜLLER et surtout KRAUSE sur la rétine de plusieurs Téléostéens. La couche des cellules visuelles est considérée comme occupant la moitié environ de l'épaisseur de toute la rétine, comme le prouvent les mesures de REICH sur le Brochet (207, p. 8-10) et de GREEFF sur la Perche (99, p. 109).

Enfin MÜLLER trouve chez la Perche une couche granuleuse externe d'une épaisseur de 0,04 à 0,06 mm. (178, p. 63).

La plupart des Téléostéens dont la structure de la rétine a fait l'objet d'observations précises et assez étendues se montrent pourvus d'une *area*.

C'est ainsi que MÜLLER, le premier, découvre dans la région voisine de l'axe optique, chez une espèce non déterminée du genre *Trigla*, un amincissement et un allongement des cellules visuelles, modifications morphologiques qui permettent une densité plus grande de ces éléments. KRAUSE (142) décrit peu après chez *Orthogoriscus mola* une région privilégiée, caractérisée par la présence de cônes doubles entremêlées de bâtonnets, alors que les autres régions ne possèdent que des cônes simples.

L'Hippocampe et le Syngnathe, toujours d'après le même auteur et aussi d'après les observations de CARRIÈRE (48), possèdent une *area*, mais celle-ci se complique d'une *fovea* sur laquelle je reviendrai ultérieurement.

SCHIEFFERDECKER (224) signale une *area* chez le Gardon et le Brochet. Même constatation est faite sur le premier d'entre eux par MAISCHOLL qui, en plus, la situe dans la région supérieure de l'œil et lui trouve des particularités spéciales concernant l'épithélium pigmentaire.

SLONAKER mesurant, l'épaisseur de la rétine d'un assez grand

nombre de Téléostéens trouve une augmentation d'épaisseur chez les espèces des genres suivants : *Netropis*, *Breevoortia*, *Pomatomus*, *Stromateus*, *Stenotomus*, *Cynoergon*, *Ctenolabrus*, *Acanthocottus*, *Prionotus*, *Batrachus*, *Paralichthus* (232).

Par l'image ophtalmoscopique BEER constate chez la Blennie ocellée une pigmentation plus forte et un tassement marqué des cônes dans la partie dorsale du fond de l'œil (23).

Récemment ILESS (119) qui signala l'existence d'une *area* dans la rétine des Céphalopodes décrit chez la Bouvière une bande rétinienne centrale caractérisée par un épaissement de la couche des cônes et des bâtonnets et une couche granuleuse externe à éléments plus nombreux. D'une manière générale, les cellules visuelles lui paraissent plus hautes dans la partie dorsale du globe oculaire que dans les parties périphériques.

Malgré ces différents travaux, un des plus récents auteurs qui se soient préoccupés de cette question, KALT (129), s'oppose à toutes ces conclusions en niant l'existence de l'*area* dans les rétines des Poissons.

La présence d'une *fovea* a été également signalée chez les Téléostéens mais chez un nombre d'espèces bien inférieur à celui qui semble posséder une *area*.

Cette disposition, bien spéciale et bien plus facile à reconnaître que l'*area*, a été trouvée pour la première fois parmi les Téléostéens chez le Syngnathe et l'Hippocampe qui la possèdent profonde, arrondie, de 0 mm. 3 de diamètre et constituée uniquement par des cônes. A ce même niveau les noyaux des cônes s'écartent du centre de la dépression pour former autour de cette dernière un bourrelet annulaire. De même la couche granuleuse interne serait particulièrement importante autour de la *fovea*.

KRAUSE situe la *fovea* de *Syngnathus acus* dans la partie la plus profonde du globe oculaire et non loin de la papille du nerf optique et entourée d'une *area* assez marquée.

CHIEVITZ reconnaît à *Siphonostoma typhle* une *fovea* dont les caractères morphologiques sont ceux de la *fovea* de l'Hippocampe (53).

La *fovea* des Lophobranches a été ultérieurement étudiée par SLONAKER et BIAGI (29) qui confirment les observations de leurs devanciers.

En dehors du groupe des Lophobranches la présence d'une *fovea* ne paraît avoir été signalée que chez un représentant de la famille des Sparidæ : *Pagellus centrodontus* où GULLIVER (112) vit une *fovea* reconnaissable au simple examen macroscopique, dans le genre *Pleuronectes* où SLONAKER (232) fait connaître la présence d'une *area* en forme de plage arrondie avec, au centre, une *fovea*. Récemment M. le Professeur ROULE et le Docteur ROCHON-DUVIGNEAUD (217) signalent chez *Blennius basilius* une *fovea* dont ils font connaître avec détails et précision la morphologie microscopique : les bâtonnets y font défaut, les cônes longs et minces constituent un « bouquet central ». Les cellules de la couche granuleuse externe et de la couche granuleuse interne s'écartent et forment autour de la *fovea* une sorte de « rempart circulaire ». Le système fibrillaire qui unit les cônes au corps de leurs cellules prend également une disposition rayonnante. Enfin le nombre des cellules ganglionnaires augmente sur les bords de la *fovea*. De plus cette *fovea* qui paraît être l'organe d'une acuité visuelle inférieure à celle de la *fovea* humaine est trois à quatre fois plus étendue que cette dernière, le bouquet de cônes centraux mesurant 200 μ de diamètre. Toutefois les précédents auteurs, n'ayant pu étudier des yeux en place dans leur orbite, n'ont donné aucun renseignement sur la topographie et l'orientation de la *fovea* de la Blennie basilic.

Cas des Poissons de grands fonds. — Nous devons à BRAUER (34-35-36) une étude étendue et documentée sur les yeux des Poissons de grands fonds et si je n'ai déjà signalé ces travaux, c'est que les structures décrites sont à tel point différentes de la constitution des yeux de la plupart des Téléostéens qu'il me paraît plus rationnel d'en faire une mention toute spéciale.

Selon BRAUER, il existerait d'une manière générale chez un grand nombre de Poissons abyssaux deux régions nettes dans leur rétine. Une profonde, occupant le pôle postérieur de l'œil et qu'il nomme rétine principale, une périphérique ou latérale et à laquelle il a donné le nom de rétine accessoire (Voir fig. 64).

Parfois la rétine secondaire se caractérise par une structure assez rudimentaire et irrégulière, tel est le cas des *Sernoptychidæ*. Il est des cas où la rétine secondaire ne subit pas une aussi forte régression. Chez les *Dolichopterix* et les *Dissoma* une

portion de cette rétine peut, par un développement exagéré, former une proéminence qui correspond à une région de la paroi oculaire pauvre en pigment. Cette disposition à laquelle BRAUER a donné le nom de fenêtre permet à la lumière d'arriver en contact avec la proéminence que je viens d'indiquer.

La rétine principale serait le siège de la meilleure acuité visuelle tandis que la rétine accessoire servirait plutôt à la perception du mouvement.

BRAUER considère la rétine principale comme une *area* étendue parfois munie d'une *fovea*, comme il est possible de l'observer chez *Platytrichtes*. Cette *fovea* uniquement pourvue de bâtonnets servirait à différencier et à apprécier les variations d'intensité lumineuse.

Chez *Disomma anala*, BRAUER décrit dans le voisinage de l'axe optique une portion de rétine particulièrement développée. Chez *Halimectus ruber*, les bâtonnets sont plus longs et plus serrés dans la portion de la rétine correspondant au tiers ventral du fond de l'œil.

Chez toutes ces espèces, quelles que soient les différentes régions de la rétine, les éléments visuels ne sont représentés que par des bâtonnets.

b) Recherches personnelles.

Dans l'étude comparée de la rétine chez les quarante Téléostéens que j'ai précédemment énumérés (voir p. 59) j'adopterai l'ordre déjà suivi dans l'étude de la rétine de la Truite, c'est-à-dire que j'indiquerai les principales particularités des différentes couches rétinienne en allant de la plus externe d'entre elles : l'épithélium pigmentaire, jusqu'à la limitante interne, c'est-à-dire l'assise en contact immédiat avec le corps vitré.

Je me réserve de faire, en un paragraphe tout spécial, l'énumération des espèces pourvues de *fovea* et de faire connaître, dans ce même paragraphe, la topographie et les caractères histologiques de ces *foveæ*.

a) *Epithélium pigmentaire*. — Il est constant et bien développé chez tous les individus étudiés. Son épaisseur occupe une

partie importante de l'épaisseur totale de la rétine comme le montre le tableau suivant où sont mentionnées, d'une part la largeur totale de la rétine, d'autre part la largeur de l'épithélium pigmentaire, ces deux mesures étant faites chez toutes les espèces dans une région aussi rapprochée que possible de l'axe optique. Le choix d'une région précise et bien déterminée pour effectuer ces mesures a été fait dans le but de rendre les résultats comparables entre eux : l'épaisseur des différentes couches rétinienne présentant des variations selon les diverses régions du globe oculaire, variations plus ou moins accentuées suivant les espèces, ainsi que je le montrerai ultérieurement.

Noms des espèces	Largeur totale de la rétine en μ	Largeur de l'épithélium pigmentaire en μ
<i>Syngnathus acus</i>	100	42
<i>Hippocampus brevirostris</i>	150	50
<i>Trachinus draco</i>	320	91
<i>Blennius ocellaris</i>	177	58
<i>Gobius lota</i>	175	70
<i>Lophius piscatorius</i>	174	51
<i>Mullus barbatus</i>	350	82
<i>Trigla corax</i>	348	94
<i>Scorpaena scrofa</i>	152	43
<i>Serranus cabrilla</i>	171	83
<i>Perca labrax</i>	220	182
<i>Perca fluviatilis</i>	253	191
<i>Mugil capito</i>	301	92
<i>Scomber scomber</i>	302	140
<i>Sargus annularis</i>	240	90
<i>Box salpa</i>	300	100
<i>Chrysophrys aurata</i>	402	101
<i>Crenilabrus mediterraneus</i>	183	72
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	182	50
<i>Pleuronectes flesus</i>	210	72
<i>Cyprinus carpio</i>	380	91
<i>Carassius auratus</i>	391	80
<i>Rhodeus amarus</i>	161	52
<i>Tinca tinca</i>	350	71
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	280	92
<i>Salmo fario</i>	300	108
<i>Esox lucius</i>	302	91
<i>Ameiurus nebulosus</i>	140	72
<i>Clarias batrachus</i>	120	60
<i>Anguilla anguilla</i>	251	90
<i>Conger vulgaris</i>	222	81

Je considère ici que l'épithélium pigmentaire s'étend depuis la zone la plus externe de la rétine, celle en contact immédiat avec la lame basilaire choroidienne, jusqu'à la limitante externe.

Ainsi l'épaisseur de l'épithélium pigmentaire, comparative-
ment à celle de la rétine, est souvent considérable. Chez *Ameiurus nebulosus* et *Clarias batrachus* le rapport de ces deux épais-
seurs est voisin de $1/2$. Chez *Conger vulgaris* voisin de $1/3$, de
même chez *Lophius piscatorius*. Par contre il est peu différent
de $1/3$ chez *Blennius ocellaris*, *Serranus cabrilla*, *Trachinus*
draco, *Rhodeus amarus*, *Scardinius erythrophthalmus*, *Pleuro-*
nectes flesus; de $1/3$ chez *Tinca tinca*; de $1/4$ chez *Scorpæna*
scrofa, *Mullus barbatus*.

Répartition du pigment. — Le pigment se présente, dans le
corps des cellules pigmentaires ou le long de leurs franges,
sous l'aspect de fines baguettes aciculées ou sous forme de gra-
nulations analogues à celles que j'ai décrites chez la Truite
(v. p. 29). Les baguettes s'observent le plus généralement le
long des franges tandis que les granulations se rencontrent
dans la région des noyaux, c'est-à-dire dans la partie la plus
externe de l'épithélium. Il arrive que ces granulations forment,
en s'agglomérant, des plages arrondies où la densité du pig-
ment atteint son maximum. De semblables formations existent
chez *Ameiurus nebulosus*, *Conger vulgaris*, les *Cyprinidés* en
général où elles sont très nombreuses. Elles sont remarquables
par leur taille et la densité du pigment chez *Crenilabrus medi-*
terraneus comme le montre la figure suivante (fig. 28).



Fig. 28. — Région périphérique de l'épithélium pigmentaire de la rétine de *Crenilabrus mediterraneus*. Cette région est située à la partie inférieure du globe oculaire, entre le nerf optique et l'*ora serrata*, à distance à peu près égale de ces deux points. *p.* = pigment. $\times 1000$.

Chez les différentes espèces l'abondance du pigment n'est
pas égale dans les diverses régions de la rétine. D'une manière
générale j'ai observé une pigmentation plus accentuée dans les

régions voisines de l'*ora serrata* et d'une manière générale également j'ai constaté le même fait dans la partie inférieure du globe oculaire. Il est de règle que les plages pigmentaires arrondies, semblables à celles que j'ai figurées chez *Crenilabrus mediterraneus*, ne se rencontrent que dans les régions périphériques du globe oculaire avec une prédominance marquée pour la partie inférieure, celle qui s'étend au-dessous du nerf optique. Ces observations s'opposent d'une manière très nette aux conclusions de Hess qui en 1910, ainsi que je l'ai rappelé précédemment, trouve une pigmentation plus abondante dans la région du fond de l'œil que dans les régions voisines de l'*ora serrata*.

Toutefois, il faut noter que l'augmentation de la densité du pigment dans les régions où je l'ai signalée correspond à une diminution de hauteur de l'épithélium pigmentaire, c'est ainsi que chez *Ameiurus nebulosus*, par exemple, l'épaisseur de l'épithélium pigmentaire que j'ai indiquée être de 10 μ au fond de l'œil diminue progressivement pour n'atteindre plus que 8 μ près de l'*ora serrata*. Il s'ensuit donc que l'augmentation de la densité du pigment n'est peut-être point due à une plus grande richesse de celui-ci mais seulement à une diminution de la surface sur lequel il s'étend.

De même que l'abondance du pigment varie chez un même individu dans les différentes régions de sa rétine, de même l'abondance du pigment rétinien est plus ou moins marquée selon les espèces.

Une densité maximum s'observe chez les Salmonides, les Percidés, les Blennidés, les Gobiidés, certains Cyprinidés, tels que *Scardinius erythrophthalmus*, *Rhodeus amarus*, tandis qu'une densité minimum se rencontre chez *Conger vulgaris*, *Lophius piscatorius*, *Ameiurus nebulosus*, *Clarias batrachus*. Il est à remarquer que ces dernières espèces sont celles qui offrent un épithélium pigmentaire particulièrement remarquable par sa hauteur; il me paraît rationnel de faire, quant à la richesse en pigment de ces épithéliums, la remarque que j'ai faite plus haut quant à la richesse en pigment des diverses régions d'une même rétine.

A côté de ce pigment brun, sur l'origine duquel je n'insisterai pas puisque je ne décris ici que des structures définitives,

je citerai seulement, à titre de documents bibliographiques les récents travaux de MIESCHER pour qui les cellules pigmentaires seraient des chromatophores et les travaux de MEIROWSKY pour qui ces cellules seraient des mélanoblastes — à côté de ce pigment existe d'une manière presque constante la guanine qui constitue le tapis rétinien.

Sur les coupes elle se reconnaît, comme dans la membrane argentée ou le tapis choroïdien par son aspect blanchâtre ; elle résiste à toutes les solutions colorantes et masque partiellement les colorations des cellules dans lesquelles elles sont localisées. Comme dans le cas de la choroïde il est souvent impossible de reconnaître sa présence sur les coupes lorsque son abondance n'est pas très marquée, c'est ce qui se produit dans le cas des Salmonides. Par contre, les Cyprinides en sont généralement bien pourvus, la Brème paraît atteindre le maximum de richesse.

En ce qui concerne la répartition du pigment ou de la guanine suivant les différents niveaux de la hauteur de l'épithélium pigmentaire il me paraît impossible de donner des indications précises. Pigment et guanine se meuvent le long des franges des cellules pigmentaires avec une assez grande rapidité et sous l'influence d'une faible excitation lumineuse de sorte que, pour connaître cette répartition d'une manière très exacte il serait nécessaire de fixer les rétines dans le milieu où vit le Poisson ou de les fixer dans des conditions telles que ces rétines ne puissent subir aucune influence lumineuse différente de celle que subissait le Poisson vivant. Je me suis efforcée de réaliser autant que possible ces conditions et je puis conclure, mais sans une certitude absolue, que les espèces des milieux obscurs ou mal éclairés, *Conger vulgaris*, *Anguilla anguilla*, *Ameiurus nebulosus*, *Lophius piscatorius*, montrent le plus souvent le pigment rétinien à la partie la plus périphérique de la rétine, le contraire paraît exister chez les espèces vivant près de la surface des eaux : *Mugil Salmo*, quelques Cyprins comme *Scardinius erythrophthalmus*, *Cyprinus carpio*, *Abramis brama*.

Les cellules de l'épithélium pigmentaire. — Les caractères de ces cellules ne s'observent bien qu'après dépigmentation.

Dans tous les cas l'épithélium pigmentaire se montre cons-

titué par une assise unique de cellules avec un noyau situé dans les régions les plus externes. Ces caractères rappellent ceux que j'ai décrits chez la Truite. Comme chez cette espèce également le protoplasme est dense et granuleux autour des noyaux, clair et hyalin dans les franges. La limite entre les cellules est difficile à voir.

Chez la Truite les franges descendent régulièrement jusqu'à la limitante externe. Elles s'alignent les unes auprès des autres sans laisser d'intervalles très appréciables. J'ai retrouvé cette disposition dans un grand nombre de cas : Lophobranches,

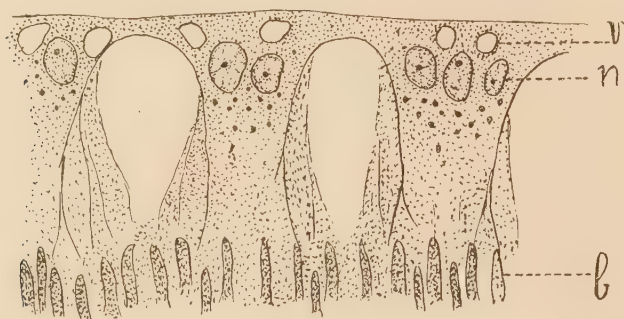


Fig. 29. — Epithélium pigmentaire de *Conger vulgaris*, partie externe de cet épithélium après dépigmentation.
b. = bâtonnet ; n. = noyau ; v. = vacuole. $\times 4000$.

Blennius, *Gobius*, *Mugil*, Percidés, Cyprins, Salmonides. Chez *Conger vulgaris* et *Pleuronectes flesus* il en est autrement : Les franges pigmentaires se groupent en faisceaux qui laissent en eux des espaces ovalaires très marqués. Chez *Conger vulgaris*, comme le montre la figure 29, les faisceaux atteignent une largeur de 10μ correspondant à une largeur de 8μ des espaces délimités par ces faisceaux (voir fig. 29).

Chez *Crenilabrus mediterraneus* existe une disposition qui rappelle celle du Congre mais avec moins de netteté (voir fig. 8). Les noyaux des cellules à pigment, en général de petite taille, sont répartis à une faible distance du bord externe de l'épithélium ; ils sont, le plus souvent, isolés et également espacés les uns des autres, sauf dans les régions voisines de l'*ora serrata* où ils sont plus rapprochés que partout ailleurs.

A chaque noyau correspond environ trois à quatre cellules visuelles.

Chez *Conger vulgaris* et *Pleuronectes flesus* ces noyaux, un peu plus volumineux que dans la majorité des cas, sont groupés par deux ou trois au sommet de chaque faisceau de franges (Voir fig. 29). De plus, dans ces deux derniers cas, le protoplasme présente, près des noyaux, des vacuoles importantes alors que dans les épithéliums précédemment décrits le protoplasme est homogène.

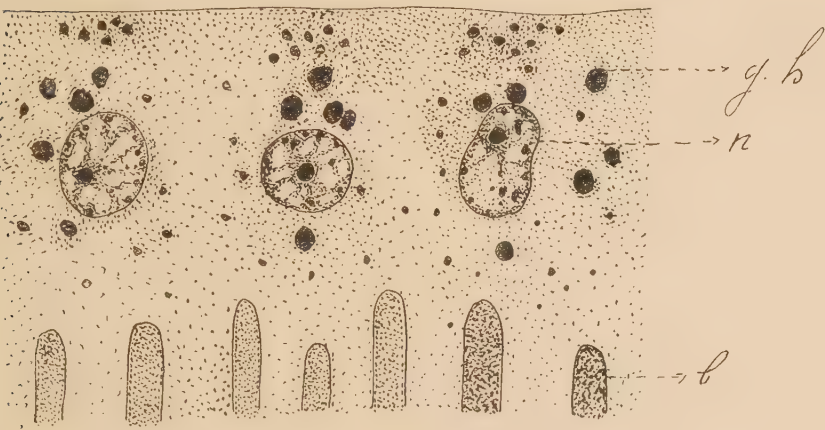


Fig. 30. — Région externe de l'épithélium pigmentaire de *Ameiurus nebulosus*.

b. = bâtonnet ; g. h. = gouttes huileuses ; n. = noyau. $\times 4000$.

Les deux Siluridés que j'ai pu étudier possèdent un épithélium pigmentaire dont les caractères sont bien spéciaux. Les noyaux sont volumineux ; de forme arrondie chez *Ameiurus* ils offrent un diamètre de $8\ \mu$. Chez *Clarias batrachus* ils sont plutôt ovaires, leur grand axe mesure $8\ \mu$ également. Dans les deux cas, on peut observer un gros nucléole et une substance nucléaire très granuleuse. Autour des noyaux, le protoplasme montre des enclaves arrondies dont le diamètre peut atteindre jusqu'à 2 et $3\ \mu$. Elles sont d'autant plus nombreuses et d'autant plus volumineuses qu'elles sont plus rapprochées du noyau. Dans les parties éloignées, notamment auprès de la

limite externe de l'épithélium, leur volume est réduit au quart de celui que l'on pouvait observer près du noyau (v. fig. 30-31).

Ces enclaves sont surtout abondantes chez *Ameiurus nebulosus* où l'on peut en compter jusqu'à six, de diamètre maximum dans la région du noyau. Chez *Clarias batrachus* il en existe au maximum trois. L'épithélium pigmentaire de *Conger vulgaris* montre au sommet des faisceaux de franges, et immédiatement au-dessous des noyaux des enclaves protoplasmiques, arrondies, mais de petite taille, rappelant celles que l'on rencontre à la périphérie de l'épithélium pigmentaire des Siluridés (v. fig. 29).



Fig. 31. — Région externe de l'épithélium pigmentaire de *Clarias batrachus*. Mêmes indications que pour la précédente figure. $\times 4000$.

Ces enclaves sont particulièrement faciles à reconnaître sur les coupes colorées à l'hématoxyline ferrique où elles prennent une couleur noir intense. Par leur forme, leurs dimensions, leur situation, elles rappellent les gouttes huileuses décrites chez la plupart des Batraciens où elles furent observées la première fois par MORANO, et que l'on rencontre aussi chez un certain nombre d'Oiseaux et de Mammifères (OVIO, 191). Ces gouttes, qui noircissent sous l'action de l'acide osmique, ont été considérées comme formées de lipochrome par KUENE (144), ou de lutéine par CAPRANICA. RENAUT a constaté leur abondance chez les animaux nocturnes. A ma connaissance, elles n'avaient pas encore été signalées dans les rétines des Poissons.

β) *Les cônes et les bâtonnets.* — Ils présentent de grandes variations dans leurs dimensions, leur forme, leur répartition.

Je considère la largeur totale de la couche des cônes et des bâtonnets comme égale à la portion de rétine limitée d'une part par la limitante externe, d'autre part par la ligne qui joindrait les extrémités des cellules visuelles les plus hautes.

Le tableau suivant montre les différences d'épaisseurs de cette couche chez quelques espèces.

Nom des espèces	Epaisseur de la couche des cellules visuelles en μ
<i>Syngnathus acus</i>	30
<i>Hippocampus brevirostris</i>	38
<i>Trachinus draco</i>	70
<i>Blennius ocellaris</i>	40
<i>Gobius lota</i>	63
<i>Lophius piscatorius</i>	43
<i>Mullus barbatus</i>	60
<i>Trigla corax</i>	71
<i>Scorpæna scrofa</i>	35
<i>Serranus cabrilla</i>	72
<i>Perca labrax</i>	170
<i>Perca fluviatilis</i>	170
<i>Mugil capito</i>	81
<i>Scomber scomber</i>	131
<i>Sargus annularis</i>	72
<i>Box salpa</i>	87
<i>Chrysophrys aurata</i>	85
<i>Crenilabrus mediterraneus</i>	62
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	45
<i>Pleuronectes flesus</i>	61
<i>Cyprinus carpio</i>	78
<i>Carassius auratus</i>	73
<i>Rhodeus amarus</i>	42
<i>Leuciscus erythrophthalmus</i>	80
<i>Salmofario</i>	102
<i>Esox lucius</i>	81
<i>Ameiurus nebulosus</i>	60
<i>Clarias batrachus</i>	45
<i>Anguilla anguilla</i>	71
<i>Conger vulgaris</i>	62

Ces mesures, afin d'être comparables, ont toutes été faites dans la même région : celle qui se rapproche le plus de l'axe optique.

D'après ce tableau et par comparaison avec le tableau de la page 96 on voit que la couche des cellules visuelles occupe une partie importante de l'épaisseur totale de la rétine chez *Conger vulgaris*, *Ameiurus nebulosus*, *Lophius piscatorius*, la hauteur de la couche des bâtonnets atteint la moitié environ de la hauteur de l'ensemble des couches rétinienne, chez *Rhodeus amarus*, *Scardinius erythrophthalmus*, *Perca labrax*, *Carassius auratus*, elle en atteint encore le tiers, de même chez *Syngnathus acus* et *Hippocampus brevirostris*. Elle n'en représente plus que le quart ou le cinquième chez *Salmo fario*, *Esox lucius*, *Blennius ocellaris*, *Clarias batrachus*, *Crenilabrus mediterraneus*, *Gobius lota*.

Il est à remarquer que sauf dans le cas de *Clarias batrachus*, il y a une concordance très nette entre la hauteur maximum des cellules visuelles et l'épaisseur de l'épithélium pigmentaire et cela se conçoit aisément puisque, d'une manière presque générale, les segments externes des cônes et surtout des bâtonnets atteignent une région voisine de la région des noyaux de cet épithélium.

Forme des cônes et des bâtonnets. — La forme type que j'ai indiquée dans la description des cellules visuelles de la Truite peut se retrouver chez la plupart des espèces mais avec des variations plus ou moins importantes qui portent, soit sur les dimensions des différentes parties des cônes et des bâtonnets, soit sur leur morphologie.

Les cônes. — La forme en bouteille des cônes simples de la Truite, chez laquelle le segment externe ovale et assez volumineux est surmonté d'un segment externe terminé en pointe dont la hauteur égale environ le tiers de la hauteur totale de l'organe, se retrouve chez les autres Salmonides, les Cyprinides, les Pleuronectes, chez *Ameiurus nebulosus*, *Mullus barbatus*, *Gobius joso* et *G. lota* et certaines régions, parmi les plus périphériques de la rétine des Blennies et de *Perca*.

Une réduction assez grande du diamètre transversal du segment interne, qui paraît de ce fait plus long que dans les cas précédemment énumérés, s'observe chez *Hippocampus breviro-*

tris (voir fig. 1, pl. X), chez *Syngnathus acus*, chez *Box salpa* (voir fig. 1, pl. IX) où sa section longitudinale paraît presque rectangulaire. Enfin le maximum d'allongement, concordant avec le maximum de réduction du diamètre transversal, est réalisé chez *Lophius piscatorius* (voir fig. 2, pl. V) qui offre une disposition, à l'état normal, analogue à la disposition réalisée dans les rétines ayant subi un séjour prolongé à l'obscurité ainsi que nous le verrons ultérieurement.

Le maximum de taille paraît réalisé non seulement chez *Perca fluviatilis*, ainsi que l'a signalé GREEF, mais encore chez *Perca labrax* où ils atteignent une hauteur totale de 120 μ sur une largeur maxima de 8 μ alors que, au contraire, chez *Blennius ocellaris* on peut observer une hauteur de 40 μ pour une largeur de 3 μ (voir fig. 1 et fig. 7, pl. I).

La longueur de l'article externe est également sujette à variation. Elle est égale aux trois quarts environ de la hauteur du segment interne chez *Hippocampus* et *Syngnathus*. Elle est plus grande encore chez *Serranus* et *Blennius* (voir fig. 1 et 6, pl. I et II), et atteint son maximum chez la Baudroie (voir fig. 6, pl. I). Par contre un article externe très court se rencontre chez *Box salpa* (voir fig. 4, pl. I) et chez *Scorpana porcus* (voir fig. 5, pl. I).

Le disque clair que j'ai signalé chez la Truite séparant les segments interne et externe se rencontre plus ou moins apparent chez toutes les espèces. Il en est de même du corps myoïde situé à la base du segment interne du cône. Généralement ce corps est peu développé et ne se reconnaît que par le contraste que forme sa faible colorabilité avec les teintes vives que prend sur les coupes le segment interne qui le surmonte. Il faut signaler cependant que le myoïde des cônes de *Lophius piscatorius* atteint un développement remarquable : 8 μ de hauteur sur 2 μ de largeur. Il présente une colorabilité plus forte que dans la majorité des cas, sous l'action du bleu de toluidine-éosine orange G il prend une teinte bleue assez foncée qui s'oppose au rouge vif qui caractérise le segment interne.

Les cônes doubles. — Ils sont constants chez toutes les espèces que j'ai étudiées, exception faite cependant des Siluridés, des Anguillidés et des Syngnathidés.

Leur forme et leurs dimensions présentent également des

variations. Ils sont allongés et étroits chez *Box salpa*, un peu plus arrondis chez *Perca*, *Blennius*, *Serranus*, *Esox*, les Cyprinides et les Pleuronectes ; ils sont aussi hauts que larges, c'est-à-dire presque globuleux chez *Scorpæna scrofa* (voir fig. 5, pl. I).

Les segments externes, en général de taille égale pour un même cône sont courts chez *Box salpa*, *Scorpæna scrofa*, *Pleuronectes flesus*, *Esox lucius* et les Cyprinides. Par contre ils atteignent chez *Blennius ocellaris* une hauteur au moins égale à celle du segment interne.

Il ne faudrait pas croire que les formes décrites et les dimensions indiquées pour une espèce déterminée demeurent constantes en tous les points de la rétine de cette espèce. J'ai déjà indiqué (p. 78) que GREEFF avait établi quatre sortes de cônes chez la Perche et cela d'après les différences de dimension de ces éléments. De même FURST en avait établi trois chez le Saumon. Il est évident que chez une même espèce les cônes présentent des variations sensibles dans leurs dimensions. Les chiffres et les dessins que j'ai donnés précédemment sont ceux que l'on rencontre le plus souvent pour l'espèce à laquelle je les ai attribués. Cependant il me paraît difficile d'établir des catégories très nettes parmi ces éléments car il existe entre elles de nombreuses formes de transition.

Les bâtonnets. — La morphologie des bâtonnets est encore plus variable que celle des cônes. Alors que pour ces derniers il était possible d'établir une forme type, la forme en bouteille, que j'ai indiquée chez la Truite, on ne saurait rattacher les différents aspects des bâtonnets des Téléostéens à un schéma général unique.

L'aspect filiforme que j'ai décrit chez la Truite (où les bâtonnets offrent un segment externe étroit et dont la longueur atteint environ la moitié de la hauteur totale de l'élément) un corps intercalaire et un corps accessoire arrondis, peu volumineux et un corps interne de diamètre encore plus faible se rencontrent dans un grand nombre de cas. Le même aspect existe chez *Blennius*, *Serranus*, *Scorpæna*, *Chrysoprhus*, plus typique même que chez la Truite, le segment externe étant plus long et de diamètre plus réduit. Chez *Perca fluviatilis* et *Perca labrax* une disposition semblable, mais moins accentuée, s'ob-

serve encore. Enfin *Scomber scomber*, *Esox lucius*, *Box salpa*, *Gobius jazo* possèdent des bâtonnets longs et minces qui rappellent de près les bâtonnets de la Truite et forment une transition avec le groupe suivant.

Dans ce groupe, le segment externe, tout en conservant une longueur au moins égale à la demi-hauteur du bâtonnet, offre un diamètre plus grand, le double au moins, que dans les cas précédents, ce qui lui donne un aspect cylindrique. Les segments moyens et internes conservent également un diamètre à peu près égal à celui du segment externe dans la plupart des cas. Chez les Lophobranches cependant il y a rétrécissement très marqué à la base du bâtonnet. La forme cylindrique se rencontre chez les Cyprinidés en général, chez *Gasterosteus aculeatus*, chez *Mullus barbatus*, chez *Crenilabrus mediterraneus*. Elle existe encore, mais peu accentuée, chez les Pleuronectes. Elle est nette chez l'Anguille. Les bâtonnets de *Clarias batrachus*, un Siluridé, ont une forme spéciale : ils sont assez développés, leur hauteur totale atteint $42\ \mu$; leur segment externe occupe les deux tiers de cette hauteur, sa largeur est plus grande que dans les autres cas déjà énumérés : elle égale $6\ \mu$, soit le quart environ de la hauteur du segment. Au-dessous sont deux masses superposées, de même volume, qui, en coupes longitudinales offrent une section rectangulaire de $6\ \mu$ de large sur $8\ \mu$ environ de haut ; ces deux masses se colorent avec la même intensité, elles correspondent, la plus externe au segment intercaulaire et au segment accessoire, la plus interne au segment interne du bâtonnet. Cette forme cylindrique et massive rappelle la morphologie des bâtonnets de certains Batraciens tel le Triton à crête. Je ne l'ai observée que chez *Clarias batrachus* (voir fig. 2, pl. II).

J'ai indiqué dans le cas des Lophobranches un rétrécissement accentué du segment interne. Ce rétrécissement est plus accentué encore chez *Conger vulgaris*, où il prend l'aspect d'un mince filament (voir fig. 4, pl. II) dont la longueur égale le sixième environ de la longueur du bâtonnet. Le cas présenté par *Conger vulgaris* établit une transition avec le type en massue que je vais maintenant décrire. Si je ne rattache pas le Congre à ce type, c'est que la hauteur du segment externe lui donne une forme nettement cylindrique.

Le type en massue est réalisé d'une manière très complète chez *Ameiurus nebulosus*. Chez cette espèce les bâtonnets atteignent un développement supérieur à celui des bâtonnets des espèces que je viens d'énumérer : leur hauteur totale est de 30 μ . REICHEL (207 bis) dans une étude récente des yeux des Siluridés conclut à l'existence chez *Ameiurus nebulosus* des deux sortes de cellules visuelles, cônes et bâtonnets, ces derniers étant d'une taille bien inférieure à celle des cônes. Cette conclusion a dû être émise après l'observation de coupes non dépigmentées ou dépigmentées d'une manière insuffisante : le pigment dans une rétine normale d'*Ameiurus* recouvrant entièrement le segment externe, seule partie bien visible du bâtonnet. Je ne saurai me ranger à l'opinion de REICHEL ; sur des coupes convenablement préparées, j'ai toujours constaté des bâtonnets d'une seule sorte et dont la hauteur égalait au moins trois fois la hauteur totale des cônes.

Le segment externe de ces bâtonnets est volumineux, sa hauteur est de 20 μ pour une largeur moyenne de 6 μ , il rappelle de très près le segment externe des cônes ; il est facile d'y reconnaître la structure déjà indiquée chez la Truite : lame spiralée, à tours serrés, baignant dans un protoplasme clair, hyalin, homogène. Le corps moyen intercalaire est globuleux, son diamètre est de 6 μ environ, il est très colorable, homogène et se trouve séparé du segment externe par un mince disque clair. Ce corps se prolonge par une partie claire de section longitudinale à peu près triangulaire et limité par une membrane mince très colorée ; la hauteur de cette région est en moyenne de 8 μ . Elle paraît correspondre au corps accessoire ou paraboloides.

Enfin le segment externe, très long — il occupe à lui seul près des deux tiers de la hauteur totale du bâtonnet — et très mince est un véritable filament, de direction à peu près rectiligne. La morphologie de ces bâtonnets (voir fig. 1, pl. II) les éloigne des caractères des bâtonnets du type filiforme ou du type cylindrique. Ils se rapprochent des bâtonnets en massue décrits par CAJAL dans la rétine de quelques Batraciens, la Grenouille en particulier (45).

Répartition des cônes et des bâtonnets. — Les bâtonnets sont les éléments visuels les plus répandus chez les espèces

qui ont constitué mon matériel d'étude. Leur diamètre est toujours plus réduit que celui des cônes, mais leur nombre est toujours supérieur à celui de ces derniers. Chez *Clarias batrachus* et chez *Conger vulgaris* ils constituent le seul élément visuel. Leur densité est très variable chez ces deux espèces. Sur une portion de rétine de 200 μ de largeur, on peut compter 48 bâtonnets chez *Conger vulgaris* et seulement 19 chez *Clarias batrachus*.

Il existe une grande richesse de bâtonnets chez *Anguilla anguilla*, ils sont répartis en larges plages interrompues seulement par des cônes de taille réduite.

Ces plages occupées uniquement par des bâtonnets se rencontrent moins étendues chez un certain nombre d'espèces. Dans ce cas, sur des coupes transversales de la rétine pratiquées dans un sens parallèle à celui de l'allongement des cellules visuelles les bâtonnets paraissent plutôt groupés en bouquets ou faisceaux composés de trois, quatre ou cinq cellules au maximum. Cette disposition est très nette chez *Blennius ocellaris*, *Blennius pavo*, *Serranus cabrilla*, *Scorpaena porcus*. Le Dr A. ROCHON-DUVIGNEAUD avait précédemment fait la même remarque en ce qui concerne cette dernière espèce. La même disposition enfin se retrouve chez les Pleuronectes, en particulier *Pleuronectes passer* (fig. 5, pl. II), chez *Mullus barbatus* et *Trigla corax*, avec moins de netteté cependant pour ces deux dernières espèces.

Il ne faudrait point croire que ce mode de répartition demeure toujours le même en tous les points de la rétine. Chez *Blennius ocellaris*, *Blennius pavo*, *Serranus cabrilla*, espèces pourvues d'une *fovea*, ainsi que je l'indiquerai ultérieurement, cette disposition ne se réalise que dans les points les plus périphériques de la rétine et dans la partie nasale du globe oculaire. A mesure que l'on se rapproche du fond de l'œil et de la région fovéale, située temporalement, les cônes deviennent plus nombreux et plus rapprochés. Sur les coupes, l'intervalle laissé entre eux par deux cônes consécutifs n'est plus occupé que par deux, puis un bâtonnet seulement jusqu'à ce que ces derniers venant à faire défaut, les cônes forment une assise ininterrompue par aucun autre élément. Mais cela ne s'observe que sur une portion délimitée et réduite de la rétine dont la

majeure partie montre la répartition précédemment décrite.

Chez *Scorpena scorpa*, *Mullus barbatus*, *Trigla corax*, espèces dépourvues de *fovea*, une réduction du nombre des bâtonnets constituant les faisceaux s'observe encore, mais elle n'est pas aussi accentuée que dans le cas des espèces à *fovea*. Il existe en général au moins deux bâtonnets pour chaque cône. Cette réduction est localisée à une portion réduite de la rétine, de contour sensiblement circulaire et située au fond de l'œil, un peu temporairement.

La disposition en faisceaux est particulièrement représentée par les figures 7, planche I, et 5, planche II.

Un troisième mode de répartition, réalisé dans des cas plus nombreux encore, consiste en l'alternance à peu près régulière d'un cône et d'un bâtonnet. C'est ce que l'on observe chez *Box salpa*, *Chrysophrys aurata*, *Sargus annularis*, *Crenilabrus mediterraneus*, *Gobius joso* et *lota*, *Ameiurus nebulosus*, les Lophobranches, les Cyprinidés, *Esox lucius* et *Salmo fario* comme je l'ai indiqué dans l'étude spéciale de cette espèce.

L'alternance est d'autant plus régulière que l'on s'adresse aux parties de la rétine les plus voisines du fond de l'œil. Dans les parties latérales, il est plus fréquent de compter deux bâtonnets pour un cône et même quelquefois trois bâtonnets dans les régions rapprochées de l'*ora serrata*. Toutefois, comme le dernier cas est rarement réalisé, nous ne saurions rapprocher cette disposition de la répartition en faisceaux des bâtonnets.

Ainsi le nombre de bâtonnets, quel que soit le mode de répartition des éléments visuels se montre toujours supérieur au nombre des cônes. Il l'est de beaucoup chez *Anguilla anguilla*, dans toutes les régions de la rétine. Il est encore bien supérieur dans certaines régions de la rétine des Poissons à *fovea* et n'est dépassé par le nombre des cônes que dans la zone fovéale et périfovéale très limitée. Chez les Poissons du troisième groupe cette différence est moins accentuée, mais elle s'observe toujours dans le même sens.

Ces conclusions sont exprimées par les courbes établies plus loin (p. 164) dans le chapitre réservé à l'étude de l'acuité visuelle. Ces courbes ont été dressées avec les nombres fournis par la numération des cellules visuelles sur une portion de

rétine de même largeur et située dans les mêmes régions du globe oculaire

L'examen de ces courbes montre que dans le cas d'*Ameiurus nebulosus* par exemple, le nombre des cônes et le nombre des bâtonnets se maintiennent peu différents dans les régions correspondantes de la rétine, et qu'il y a toujours une légère prédominance de cônes. En effet : près du nerf optique on a 16 cônes et 17 bâtonnets, à 1 millimètre au-dessus 16 cônes et 18 bâtonnets, à 2 millimètres plus haut 13 cônes et 15 bâtonnets, 3 millimètres plus haut encore, près de l'*ora serrata*, 11 cônes et 13 bâtonnets. Le nombre des éléments est compté sur une portion de rétine large de 200 μ (voir fig. 60, p. 169).

Un schéma analogue par la forme des courbes, mais légèrement différent quant aux nombres exprimés par ces courbes, est tracé pour le cas de *Carassius auratus*. Le cas de la Truite avait permis d'établir un graphique du même genre (voir p. 25).

Il en serait de même pour le plus grand nombre des Cyprins et des Salmonides.

Le cas de l'Epinoche est un peu particulier : la région périphérique de la rétine, contrairement à ce que l'on observe le plus souvent est un peu plus riche en cônes qu'en bâtonnets. Sur une largeur de 1 millimètre environ à partir de l'*ora serrata* il y a environ deux cônes pour un bâtonnet (voir fig. 58, p. 167). Le contraire s'observe au fond de l'œil où sur une portion de rétine large de 200 μ on peut compter 20 cônes pour 30 bâtonnets.

Des courbes d'allure toute différente sont données par la numération des éléments visuels des rétines à *fovea*. A 1 millimètre environ de la région périfovéale il y a toujours prédominance du nombre des cônes sur le nombre des bâtonnets, prédominance plus accentuée du côté de l'*ora serrata* que du côté du fond de l'œil. La différence entre ces nombres change de sens dès les bords de la région fovéale, c'est-à-dire à 1 millimètre environ du centre de la *fovea* où cette différence atteint son maximum, le nombre des bâtonnets étant égal à zéro. L'ensemble de ces variations est exprimé par les courbes dressées à l'aide du nombre des cellules visuelles de la Blennie ocellée dans une portion de rétine allant du nerf optique à l'*ora serrata* et contenant la *fovea*. Près du nerf optique il existe 20 bâtonnets

pour 18 cônes, au centre fovéal 45 cônes. Près de *Iora serrata* 9 cônes pour 35 bâtonnets (voir p. 166, fig. 57).

γ) *La limitante externe*. — Elle est constante chez toutes les espèces, mais assez difficile à reconnaître chez *Conger vulgaris*, *Ameiurus nebulosus*, *Clarias batrachus*. Elle s'étend d'une manière générale immédiatement au-dessus du corps des cellules à cônes. Parfois elle peut atteindre le niveau de la région moyenne de ces mêmes éléments mais ce cas est rare, je ne l'ai observé que chez *Pleuronectes flesus*.

Chez les Cyprins, en particulier la limitante externe est très apparente. L'imprégnation chromo-argentique de la rétine montre (fig. 1, pl. III) que cette membrane est pénétrée par les prolongements les plus externes des fibres de MÜLLER, prolongements très nombreux pour chaque fibre. Ces fibres étant elles-mêmes très denses il s'en suit que la limitante externe ainsi renforcée devient plus épaisse et par suite plus apparente.

δ) *La couche granuleuse externe*. — Elle s'étend immédiatement au-dessous de la limitante externe, étant composée du corps des cellules à cônes et des cellules à bâtonnets. J'ai précédemment signalé (p. 80) que KRAUSE, FURST et CAJAL avaient observé les noyaux des cônes au-dessus de la limitante externe chez *Box*, *Salmo* et *Anguilla*, tandis que chez *Hippocampus* et *Syngnathus* ce seraient uniquement les noyaux des bâtonnets selon KRAUSE et CHIEVITZ. Je crois qu'il s'agit là de rétines ayant subi l'influence d'un éclairage différent de celui que reçoivent les rétines d'animaux vivant dans leur milieu habituel. J'insisterai ultérieurement, dans un chapitre réservé à la sensibilité de la rétine à la lumière sur les modifications morphologiques qu'entraînent des variations de l'intensité de l'éclairage que reçoivent ces rétines.

Je considère donc les noyaux des cônes et les noyaux des bâtonnets entièrement situés au-dessous de la limitante externe, à l'état normal.

Les noyaux des cônes se distinguent des noyaux des bâtonnets par leurs dimensions plus grandes et leur plus faible colorabilité. Il est des cas cependant où la distinction est difficile : c'est ainsi que chez *Ameiurus nebulosus*, chez *Lophius piscatorius* ces deux sortes d'éléments sont de forme arrondie, de diamètre à peu près égal et se colorent en bleu pâle par le bleu

de toluidine ou en bleu noir par l'hématoxyline avec, dans les deux cas, une même intensité de teinte.

La couche des grains externes se compose en général de plusieurs assises d'éléments. Cependant *Clarias batrachus* fait exception, les noyaux des bâtonnets sont disposés en une seule assise à peu près régulière, les cônes faisant défaut. Le nombre des assises est très variable. Il est de deux chez *Ameiurus nebulosus*, représenté par la couche des grains des cônes et la couche des grains des bâtonnets se superposant d'une manière presque continue. Il est de deux ou trois suivant les régions de la rétine chez *Lophius piscatorius*. D'une manière générale ce nombre est d'autant plus grand que la rétine est plus riche en bâtonnets. Le Congre présente jusqu'à dix assises de noyaux superposées irrégulièrement, *Perca labrax* en offre quinze (voir fig. 1, pl. IX), *Pleuronectes passer* huit (voir fig. 2, pl. VI), *Scorpaena porcus* cinq (voir fig. 2, pl. IX). Les Cyprins et les Salmonides en possèdent en général de quatre à six.

Le nombre des assises varie suivant les différentes régions de la rétine, ces variations correspondant à celles du nombre des bâtonnets. Chez la Blennie ocellée par exemple il est de six environ à la périphérie de la rétine, où les bâtonnets sont particulièrement nombreux, il diminue ensuite progressivement à mesure que l'on se rapproche du fond de l'œil où il n'est plus que voisin de trois. Enfin au niveau de la *fovea* il est de deux, trois au maximum, mais ici la couche des grains externes a une morphologie toute spéciale que je me réserve de décrire dans un paragraphe réservé à la *fovea* des Téléostéens.

La couche des grains externes est traversée, perpendiculairement à sa surface, par les prolongements des cellules à cônes ; ces prolongements, minces et de direction à peu près rectiligne se terminent au-dessous de l'assise la plus interne des grains par un faisceau de fibres étalées de manière à doubler la couche sus-jacente. Cette disposition peut s'observer sur les coupes colorées par les méthodes habituelles, j'ai pu le constater sur des préparations de rétine de Blennie ocellée colorées au bleu de Toluidine, éosine, orange G (voir fig. 1 et 2, pl. IV et fig. 1, pl. V). Mais elle est particulièrement nette après imprégnation de la rétine par le chromate d'argent (méthode de Golgi) comme

le montrent les figures données par CAJAL pour le cas de *Box salpa* et que j'ai pu retrouver chez la Tanche (voir fig. 1 et 2, pl. III).

L'imprégnation chromo-argentique permet aussi de mettre en évidence les terminaisons les plus internes des cellules à bâtonnets constituées, comme le représente la figure 2 de la planche III, par un mince filament à peu près rectiligne terminé par un renflement ovoïde qui atteint la partie la plus profonde de la couche granuleuse. Ces terminaisons ont été pour la première fois mises en évidence d'une manière nette chez *Box salpa* par CAJAL ; je les ai retrouvées à peu près identiques chez *Tinca tinca*.

ε) *La couche plexiforme externe*. — Comme chez la Truite son épaisseur est réduite. Elle est délimitée de la couche granuleuse sus-jacente par la couche fibreuse de Henle. Il est à noter que cette dernière est d'autant plus importante que la rétine étudiée est plus riche en cônes.

En général cette couche renferme dans l'entrecroisement des fibres qui la constituent des cellules volumineuses, de forme ovale. Ces éléments sont particulièrement abondants chez les Pleuronectes où la couche plexiforme externe atteint une largeur supérieure à celle que l'on peut observer dans les autres cas. Ils font défaut par contre à *Conger vulgaris* et sont rares et de taille réduite chez *Scorpena porcus*. Bien représentés chez la Truite et les Cyprinides ils forment une assise à peu près continue et régulière.

Il en est de même chez *Crenilabrus mediterraneus* (voir fig. 1, pl. VI) et les Lophobranches.

Ils correspondent comme chez la Truite aux cellules horizontales de CAJAL.

ζ) *Couche granuleuse interne*. — Elle est toujours bien représentée. Les trois sortes de cellules décrites chez la Truite existent le plus souvent.

Les cellules horizontales qui forment l'assise la plus externe sont les moins nombreuses ; après imprégnation chromo-argentique elles se présentent sous l'aspect de cellules beaucoup plus longues que hautes, le sens de la longueur étant parallèle à la surface de la rétine. Au niveau du noyau elles présentent un léger renflement (voir fig. 4, pl. III). Peu abon-

dantes chez *Scorpæna scrofa*, *Conger vulgaris*, *Lophius piscatorius*. Un peu plus nombreuses chez *Blennius*, *Serranus*, *Perca*, elles atteignent leur maximum chez *Esox* et les Cyprinides.

Les Lophobranches en sont également bien pourvus.

Les cellules bipolaires forment des assises en nombre encore plus variable selon les différentes espèces. Ce nombre se réduit à l'unité chez *Ameiurus nebulosus* et *Clarias batrachus*. Il est de deux chez *Conger vulgaris*, deux ou trois chez *Lophius piscatorius*, le plus fréquemment il est de trois ou au plus quatre comme cela se rencontre chez les Salmonides, les Cyprinides, les Labres, les Percidés.

Les Lophobranches en possèdent le maximum, c'est-à-dire six rangées.

Les cellules bipolaires, imprégnées par le chromate d'argent, montrent un corps allongé, occupant la moitié au moins de la largeur totale de la rétine et se terminant du côté interne par un renflement assez volumineux et du côté externe par une sorte de plateau hérissé de prolongements courts et nombreux. Vers la moitié de la hauteur ces cellules présentent un renflement où est logé le noyau, renflement qui correspond à la couche des grains internes. CAJAL, chez *Box salpa*, a figuré deux sortes de cellules bipolaires, différentes par leur taille. Les unes, épaisses et à large plateau, viennent se mettre en rapport avec les pieds des cellules à bâtonnet, les autres plus grêles et plus courtes sont généralement situées au-dessous de la base des cônes. Par la même méthode que CAJAL je n'ai pu déceler qu'une seule sorte de cellules bipolaires chez *Tinca tinca*; elle correspondrait aux cellules aux formes larges et trapues décrites chez *Box salpa* (voir fig. 1, pl. III).

Les cellules amacrines existent également chez toutes les espèces.

η) *Couche plexiforme interne*. — Sa structure demeure à peu près semblable d'une espèce à une autre : elle est caractérisée, comme chez la Truite, par un enchevêtrement de fibrilles très fines, orientées en tous sens, qui lui donne un aspect finement granuleux, à un faible grossissement ; cet aspect est bien caractéristique de la couche plexiforme interne et permet de la reconnaître alors même que sa largeur est des plus réduites,

comme cela arrive dans un certain nombre de cas que je vais énumérer plus loin.

Cet enchevêtrement de fibrilles est traversé par la partie moyenne des fibres de MÜLLER. Ces dernières se distinguent des éléments qui les entourent par leur diamètre plus important, leur pouvoir de colorabilité plus grand : elles prennent à l'éosine, par exemple, une teinte rouge alors que les fibrilles avoisinantes sont colorées en rose pâle. Vers la partie externe de la couche plexiforme ces fibres se renflent, ce qui leur donne, sur les coupes colorées par les méthodes usuelles, l'aspect d'une massue. Un autre caractère distinctif de ces fibres est leur orientation bien définie : leur direction est perpendiculaire à la surface de la rétine (voir fig. 1, pl. III).

Les quelques variations qu'offre la couche plexiforme interne, d'un groupe de Poissons à un autre porte sur son épaisseur et sur le nombre des fibres de MÜLLER qui la traversent.

D'une manière générale, chez toutes les espèces, cette couche plexiforme atteint son maximum d'épaisseur dans la région de la rétine voisine de l'axe optique. Elle diminue légèrement autour du point de pénétration du nerf optique et elle diminue aussi progressivement à mesure que l'on se rapproche de l'*ora serrata* où elle devient nulle.

Sa largeur la plus accusée est très variable suivant les différents groupes. Elle peut atteindre près du tiers de la largeur totale de la rétine chez le Bar, la Perche, elle est encore bien développée chez la Truite, le Brochet, la Carpe, le Rotengle, les Blennies, le Serran ; par contre elle est réduite chez le Congre, l'Anguille, les Siluridés, les Pleuronectes, l'Epinoche. On voit par ces exemples que sa largeur est en rapport directe avec la largeur totale de la rétine. A une rétine mince correspond une couche plexiforme interne réduite. Il n'en est pas ainsi pour toutes les assises constitutives de la rétine, c'est ainsi que précédemment j'ai montré que l'épithélium pigmentaire atteignait son maximum d'épaisseur dans des rétines minces comme celles du Congre, de l'Anguille et des Siluridés.

Les fibres de MÜLLER varient aussi de nombre suivant les différentes régions de la rétine. Elles sont plus abondantes chez certaines que chez d'autres. Je reviendrai sur ces particularités, un peu plus loin, dans le paragraphe réservé à leur étude.

6) *Les cellules ganglionnaires*. — Elles sont toujours de forme arrondie, assez faiblement colorables, avec un gros nucléole central. Leur taille est importante, leur diamètre moyen est de $4\ \mu$ à $5\ \mu$ environ. Mais ces chiffres peuvent varier d'une espèce à une autre : les plus grands s'observent chez *Ameiurus nebulosus* et surtout chez *Clarias batrachus* où ils atteignent 6 à $7\ \mu$.

Le point le plus important de l'étude de ces cellules est leur mode de répartition puisqu'il est un des facteurs de l'acuité visuelle.

Très généralement ces cellules ne forment qu'une assise unique, et encore sont-elles largement espacées les unes des autres. Elles atteignent leur maximum de densité au fond de l'œil, un peu au-dessus de la papille du nerf optique, leur nombre diminue ensuite progressivement à mesure que l'on gagne les régions voisines de l'*ora serrata*. Toutefois la différence n'est pas très grande. C'est ainsi que chez *Abramis brama* on peut compter sur une portion de rétine longue de $200\ \mu$, 26 cellules ganglionnaires près du nerf optique ; 29 de ces cellules à un millimètre au-dessus et 22 à un millimètre de la dernière de ces deux régions, en se rapprochant de l'*ora serrata*.

Chez l'Épinoche, le nombre de ces mêmes cellules est de 24 près du nerf optique ; 26 un centimètre au-dessus et il revient à 24 dans les portions des rétines situées entre ce point et l'*ora serrata*.

Chez le Poisson-chat on peut compter toujours sur une portion de rétine longue de $200\ \mu$, 5 cellules ganglionnaires près du nerf optique, puis gagnant la périphérie de la rétine 7 cellules, un millimètre plus haut ; 4 cellules, deux millimètres plus haut encore ; et 4, trois millimètres toujours au delà du nerf optique.

Chez les Poissons à *fovea*, la répartition est un peu différente ; je reviendrai avec précision sur cette particularité lorsque je décrirai ces *foveæ*. D'une manière générale il y a tassement en 2 et même 3 assises, des cellules ganglionnaires au fond de la dépression fovéale. Dans les régions périphériques de la rétine elles sont plus espacées qu'on ne l'observe dans la majorité des Poissons à rétine sans *fovea*.

Ainsi la couche des cellules ganglionnaires, chez les Poissons, offre des caractères bien spéciaux, qui la distinguent de la couche des cellules ganglionnaires des autres Vertébrés et surtout des Vertébrés supérieurs.

Ces caractères sont, d'abord leur nombre réduit, ensuite leur disposition en une seule assise et aussi leur mode de répartition dans les différentes régions de la rétine. Sauf dans le cas des rares espèces pourvues de *fovea*, il n'y a point de région particulièrement privilégiée par l'augmentation de la densité de ces cellules. Leur nombre, au fond de l'œil, est légèrement accru, mais pas d'une manière sensible, de plus la région où cet accroissement de nombre s'observe s'étend sur 400 à 500 μ environ.

Enfin la *fovea*, lorsqu'elle existe, tout en n'offrant pas la richesse en cellules ganglionnaires de la *fovea* des Vertébrés supérieurs occupe une surface plus grande que celle de ces dernières et ses caractères passent sans transition nette aux caractères des régions rétiniennes avoisinantes.

1) *Couche des fibres nerveuses*. — Elle offre les caractères que j'ai déjà indiqués chez la Truite. Elle se montre formée de fibres très fines enchevêtrées en un réseau dont les mailles sont cependant moins serrées que celles de la couche plexiforme interne. Entre ces fibres sont des éléments nucléés de très petite taille et très fortement colorables. J'ai indiqué que, chez la Truite, ils correspondaient à des noyaux de cellules névrogliques.

L'ensemble de ces fibres, orienté parallèlement à la surface interne de la rétine, est traversé par les pieds ramifiés des fibres de MÜLLER.

La couche des fibres nerveuses atteint son maximum d'épaisseur près de la papille du nerf optique autour de laquelle les fibres affectent une disposition rayonnée.

L'épaisseur de cette couche varie suivant les espèces. Elle est réduite chez les Pleuronectes, les Siluridés, les Lophobranches ; par contre elle se montre importante chez les Blenniidés, les Serranidés et même les Salmonides.

2) *Les fibres de Müller*. — Elles ont, dans les rétines de Poissons osseux, des caractères bien spéciaux, tant par leur forme que par leur répartition. Il m'a été possible de faire leur

étude après imprégnation par le chromate d'argent, selon la méthode de GOLGI (voir fig. 1, pl. III).

Leur forme allongée et trapue rappelle les fibres de même genre figurées par CAJAL dans la rétine des Oiseaux.

Leur partie périphérique externe vient se mettre en contact avec la limitante externe qu'elle traverse par une dizaine de prolongements courts et fins qui s'insinuent entre les segments internes des cellules visuelles. Au-dessous de la limitante la fibre de MÜLLER offre une région massive, de section rectangulaire, occupée par un ensemble de fibrilles épaisses qui forment un réseau de texture lâche. Cette région correspond à la couche des grains externes.

Vient ensuite une portion rétrécie qui se trouve au niveau de la couche granuleuse externe. Elle se prolonge par un renflement où est situé le noyau de la fibre, qui entre dans la constitution de la couche granuleuse interne. La fibre se prolonge ensuite par une partie allongée, rétrécie, rectiligne, qui traverse toute la couche plexiforme interne. Au niveau de l'assise des cellules ganglionnaires elle se divise en deux ou trois branches secondaires qui viennent s'épanouir sur la limitante interne. A partir du niveau de la couche plexiforme les différentes régions de la fibre envoient perpendiculairement au sens de son allongement de nombreuses fibrilles courtes et de trajet onduleux. Ces fibrilles sont particulièrement abondantes au niveau du noyau.

La morphologie générale des fibres de MÜLLER est susceptible de variations d'une espèce à une autre : c'est ainsi que chez le Brochet elles sont plus longues et plus grêles (voir fig. 3, pl. III).

Enfin la densité de leur répartition est également variable. Elles sont, dans toutes les rétines, plus nombreuses au fond de l'œil, au point où la rétine atteint son maximum d'épaisseur. De plus il semble que ce soient les rétines les plus larges qui en sont le plus riche, comme si cette augmentation d'épaisseur demandait un appareil de soutien plus puissant. De toutes les rétines que j'ai étudiées à cet égard, c'est la rétine de *Perca labrax* qui en possède le plus grand nombre.

1) *Area et fovea*. — L'*area* paraît être constante dans toutes les rétines de Poissons osseux que j'ai étudiées. On peut cons-

tater en effet au fond de l'œil, au-dessus du nerf optique, autour du prolongement de l'axe optique, une région dont l'étendue varie suivant les dimensions des yeux des différentes espèces, et qui se caractérise par une augmentation légère de l'épaisseur de la rétine, une densité plus grande des cellules visuelles, un nombre de cônes plus grand qu'en tout autre point de la rétine, bien que les bâtonnets existent toujours. Enfin, comme je l'ai indiqué précédemment (voir p. 107) il y a un tassement marqué des cellules ganglionnaires.

Ces caractères cependant ne sont pas très différents de ceux des régions avoisinantes de la rétine. Les courbes dressées plus loin, dans le paragraphe réservé à l'étude de l'acuité visuelle, montrent une variation peu sensible de la répartition des cellules visuelles et des cellules ganglionnaires (voir p. 168).

C'est ainsi que chez *Gasterosteus aculeatus* on peut compter au niveau de l'*area*, 50 cellules visuelles et 27 cellules ganglionnaires, sur une portion de rétine longue de 200 μ , tandis que près du nerf optique, 50 cellules visuelles correspondent à 24 cellules ganglionnaires, et près de l'*ora serrata*, on peut encore observer 50 cellules visuelles pour 24 cellules ganglionnaires.

Des rapports à peu près semblables peuvent être établis dans la majorité des cas. L'examen de la figure de la page 168 montre que la répartition des cellules visuelles et des cellules ganglionnaires dans les différentes régions de la rétine peut être exprimée par des lignes presque droites, au moins dans le cas des espèces dépourvues de *fovea*.

Il est à noter que l'*area* est plus ou moins facile à reconnaître suivant les différentes espèces. Chez les différents Pleuronectes que j'ai étudiés, chez *Conger vulgaris*, *Anguilla anguilla*, les Siluridés, de même que chez quelques Cyprinidés, *Cyprinus carpio*, *Tinca tinca*, elle est peu marquée. Par contre elle offre les caractères distinctifs que j'ai précédemment énumérés, avec une netteté assez grande chez les Salmonides *Perca fluviatilis*, *Perca labrax*, quelques Cyprinides : *Scardinius erythrophthalmus*, *Rhodeus amarus*, *Carassius auratus*.

Parmi les différentes espèces chez lesquelles j'ai étudié la structure des yeux je n'ai trouvé la présence d'une *fovea* que chez les Lophobranches : *Syngnathus acus*, *Hippocampus bre-*

virostris, *Siphonostoma typhle*, chez deux Blennidés : *Blennius ocellaris* et *Blennius pavo*, chez deux Serranidés : *Serranus cabrilla* et *Serranus scriba*.

L'existence d'une *fovea* est connue depuis longtemps chez les Lophobranches, comme je l'ai fait connaître dans l'exposé bibliographique de cette étude (voir p. 83) ; mes observations à leur égard ne font que compléter et préciser les observations de mes devanciers. Toutefois la présence d'une *fovea* chez *Blennius ocellaris* et *Blennius pavo*, de même que chez les Serrans n'a été signalée par aucun auteur. BEER, à l'examen ophtalmoscopique, avait remarqué un tassement très net des cellules visuelles, au fond de l'œil de *Blennius*, mais il n'avait point conclu à l'existence possible d'une dépression fovéale.

Situation et caractères macroscopiques de la fovea des Poissons. — Il est aisé de déceler la présence d'une *fovea* rétinienne chez les différentes espèces que je viens d'énumérer par le simple examen macroscopique du fond de l'œil d'un animal récemment sacrifié. Afin de pouvoir situer la place de la *fovea* il est prudent de n'examiner que des yeux maintenus en place dans leur orbite et auxquels on s'est contenté d'enlever la cornée transparente, le cristallin et le corps vitré.

La *fovea* se reconnaît à la dépression qu'elle forme à la surface de la rétine. Sa position varie suivant les cas. Chez les Lophobranches elle est située à peu près dans la même région du fond de l'œil, qu'il s'agisse de Syngnathes, d'Hippocampes ou de Siphonostomes (voir fig. 32).

Le diamètre intérieur de l'œil de ces différentes espèces est très voisin de 2 millimètres. La *fovea* se trouve distante du point d'épanouissement du nerf optique de $\frac{3}{4}$ de millimètre seulement. Elle se trouve située dans le plan qui contient la trace du nerf optique et le plus grand axe du museau. Elle se rencontre donc près du plan équatorial transversal de l'œil.

La *fovea* rétinienne se présente sous l'aspect d'une dépression de quelques dixièmes de millimètre de profondeur. Elle rappelle la dépression qui se trouve au niveau du point d'émergence du nerf optique, mais elle est moins étendue tout en ayant comme elle une forme circulaire. Autour de la dépression fovéale la rétine forme un bourrelet très légèrement saillant, mais toujours plus marqué que celui que l'on peut obser-

ver autour du point d'épanouissement du nerf optique. Ce bourrelet sur un œil frais se montre de couleur jaunâtre alors que le reste de la rétine offre une teinte blanche à peine rosée par endroit.

Chez les Serranidés et les Blennidés, la *fovea* occupe, dans les cinq espèces réparties dans ces deux familles où une *fovea* vient d'être signalée, une position à peu près semblable.

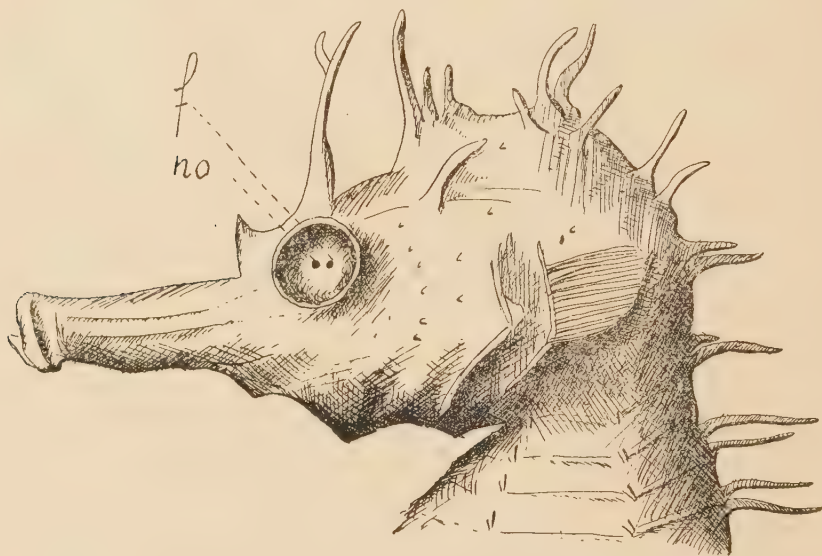


Fig. 32. — Situation de la *fovea* rétinienne au fond de l'œil d'*Hippocampus brevirostris*.

f. = fovea; *n. o.* = nerf optique.

Chez *Blennius ocellaris*, *Blennius pavo* la *fovea* se rencontre un peu au-dessus du plan équatorial transversal de l'œil et exactement dans le plan qui fait avec le plus grand diamètre vertical de l'œil un angle de 40° environ, ce plan contient également le point d'épanouissement du nerf optique.

La *fovea* est située à un millimètre environ au-dessus de ce point (voir fig. 33).

La *fovea* se montre alors sous l'aspect d'une dépression allongée. Chez un exemplaire de Blennie ocellée dont l'œil offrait un diamètre horizontal de 8 millimètres, la dépression fovéale mesurait un demi millimètre de longueur sur 2 ou 3 dixièmes de millimètre de largeur (voir fig. 34).

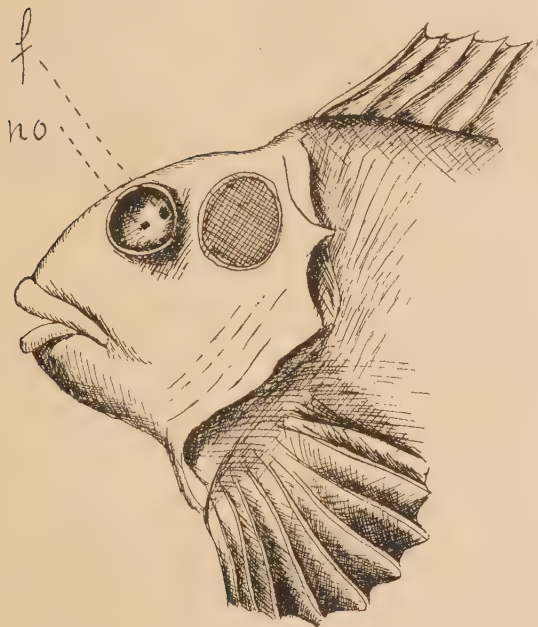


Fig. 33. — Situation de la *fovea* rétinienne au fond de l'œil de *Blennius ocellaris*.

f. = fovea ; *n. o.* = nerf optique.

Chez *Serranus cabrilla* et *Serranus scriba* la *fovea* occupe une situation peu différente de la situation de la *fovea* des Blennies. Elle est cependant plus voisine de l'*ora serrata* que dans le cas de ces dernières. Elle s'observe à égale distance de la papille du nerf optique et du bord temporal de la rétine. C'est comme précédemment une dépression de 0 mm. 5 environ de longueur. La rétine forme toujours autour de cette dépression un bourrelet jaunâtre légèrement saillant.



Fig. 34. — Aspect macroscopique de la *fovea* de *Serranus cabrilla*. $\times 25$ environ.

Ainsi de part leur situation, leurs dimensions, leurs formes, les *foveæ* des Lophobranches se rapprochent des *foveæ* des Mammifères supérieurs, des *foveæ* centrales des Oiseaux de proie.

Verrier.

Elles sont voisines du centre du fond de l'œil, elles sont peu étendues et de forme circulaire.

Par contre la *fovea* des Serranidés et des Blenniidés occupe une situation excentrique qui rappelle la situation excentrique des *foveæ* latérales des Oiseaux de proie. Cette disposition paraît avoir, comme dans le cas de ces derniers, des rapports avec l'étendue du champ de vision binoculaire. Enfin, ces *foveæ* se montrent plus étendues que les *foveæ* très perfectionnées des Vertébrés supérieurs.

Etude microscopique. — Les caractères microscopiques de la *fovea* des Poissons se rapprochent dans une certaine mesure des caractères microscopiques de la *fovea* des Vertébrés supérieurs.

Chez *Hippocampus* la dépression fovéale s'étend sur 200 μ environ de largeur et cette dépression est circulaire. Chez les Serrans et les Blennies la largeur de la dépression est de 300 μ environ et je rappelle qu'il s'agit là d'une dépression allongée de 1/2 millimètre environ de longueur.

Sur les surfaces de rétine dont je viens d'indiquer les dimensions on observe dans tous les cas les particularités suivantes.

Il n'existe qu'une seule sorte de cellules visuelles : les cônes. Ceux-ci subissent à ce niveau des modifications morphologiques importantes. Leur segment externe s'hypertrophie, surtout en longueur, de même que le segment interne, qui, de plus, s'amincit considérablement. Chez *Serranus cabrilla*, par exemple, les cônes en dehors de la *fovea* se montrent comme des éléments massifs à segments moyens globuleux, à segments externes courts (leur hauteur totale est de 30 μ environ, la largeur du segment moyen 7 μ). Les cônes doubles sont nombreux. Au centre de la dépression fovéale, les cônes sont étroitement tassés les uns contre les autres. Ils s'allongent et s'amincissent d'une manière très accusée (hauteur totale : 70 μ , largeur du segment moyen 2 μ). Les cônes doubles sont absents.

La couche des grains externes est séparée de la limitante externe par une zone fibreuse qui semble correspondre à la couche fibreuse de Henle de l'Homme. Ces fibres affectent autour du centre fovéal une disposition rayonnée.

Les grains internes deviennent plus nombreux au niveau des

bords de la dépression. On peut constater une sorte de bourrelet latéral formé par la superposition de 10 à 12 assises de cellules. Au fond de la dépression la couche des grains interne est plus réduite.

Au niveau de la dépression, sur les bords et au fond, les cellules ganglionnaires se tassent de manière à former trois ou quatre assises superposées alors que dans les autres régions de la rétine, elles ne sont disposées que sur une ou deux rangées.

Enfin, à ce même niveau, l'épithélium pigmentaire est plus développé, le pigment devient plus dense, la hauteur des cellules se trouve accrue.

L'ensemble de ces caractères, existence exclusive de cônes, tassement des cellules de la couche des grains internes, augmentation du nombre des cellules ganglionnaires, densité du pigment permettent de rapprocher cette région de la *fovea* des Vertébrés supérieurs et particulièrement de celle de l'Homme.

Cependant, l'épaississement de la couche des grains internes sur les bords de la dépression fovéale est plus accusée dans la rétine humaine.

Les cellules ganglionnaires manquent à cette même rétine au fond de la dépression fovéale, tandis qu'elles constituent jusqu'à 7 ou 8 assises superposées sur les bords de cette même dépression, chez les Poissons.

Enfin ce qui constitue la très grande différence entre les *foveæ* des Poissons et celle de l'Homme est que la conduction individuelle des cônes centraux, principale caractéristique de cette dernière n'est pas réalisée chez les Poissons. Chez *Blenius ocellaris* par exemple on peut compter 38 ou 39 cellules ganglionnaires pour 46 cônes environ. Dans la rétine humaine les nombres de ces deux sortes d'éléments sont à peu près égaux.

Ainsi la *fovea* des Poissons est une *fovea* très imparfaite. Il me paraît rationnel de la considérer comme une *pseudo-fovea*, bien plus que comme une *fovea* véritable de Vertébré supérieur. Ses caractères morphologiques (exclusivité des cônes, dépression de la surface rétinienne) la distinguent de l'*area* proprement dite, c'est une *area* perfectionnée et une *fovea* primitive.

Il est à remarquer aussi que cette *pseudo-fovea* se montre plus étendue que les *foveas* véritables.

Enfin, de tous les cas décrits, il me paraît que c'est la *pseudo-fovea* des Lophobranches qui offre le maximum de perfectionnement. Elle est plus réduite dans ses dimensions qui deviennent voisines de celles de la *fovea* humaine. De plus le bourrelet de la couche des grains internes est plus saillant. Enfin, les cellules ganglionnaires se montrent un peu plus rares au fond de la dépression que sur les bords.

J'ai indiqué que BRAUER a décrit chez un certain nombre de Poissons de grands fonds une *fovea* qu'il a figurée chez *Evermannella indica*. Cette *fovea* occupe comme dans le cas des Serrans et des Blennies une situation très excentrique. Elle présente une particularité qui l'éloigne de la morphologie des *foveas* décrites dans les autres groupes. Un des caractères principaux d'une *fovea*, caractère qui entre même dans sa définition, est l'existence exclusive de cônes. Or, ici nous avons affaire à des *foveæ* uniquement pourvues de bâtonnets. Si donc on continue à assimiler cette partie de la rétine à la dépression fovéale de la majorité des Vertébrés, il me paraît rationnel de lui donner une appellation qui attire l'attention sur la nature de ses cellules visuelles et la distingue des *foveas* ordinaires.

V

Les nerfs optiques et leur chiasma.

Les nerfs optiques des Téléostéens ont fait l'objet d'assez nombreuses recherches qui ont trait à leur morphologie, plutôt qu'à leur structure histologique.

CAJAL, seul (47), en étudiant le chiasma, décrit les fibres nerveuses, après les avoir traitées par le bleu de méthylène. Leur structure ne présente pas de particularités remarquables, tandis que leur mode de groupe en faisceaux et la disposition des faisceaux offrent des variations importantes d'un groupe à un autre, dispositions qui ont attiré l'attention de nombreux auteurs.

Le diamètre des fibres est également sujet à variations, mais ce sont les grosses fibres que l'on rencontre dans le plus grand nombre de cas.

Jusqu'au point de contact avec le bulbe oculaire, le nerf est entouré par le prolongement des méninges cérébrales. Le prolongement de la pie-mère constitue le névritème du nerf et envoie dans certains cas, à son intérieur, des prolongements plus ou moins importants qui subdivisent le nerf tout entier en faisceaux d'épaisseur variable. Cette disposition a été observée chez *Hippocampus* par FRANZ (84) et STUDNICKA (233) chez *Scorpæna*, *Serranus*, *Lucioperca*, *Anguilla* par STUDNICKA et GREEFF (99).

Il peut y avoir une simple division du nerf optique en deux parties. C'est ce que BRAUER a décrit chez *Sternoptyx diafana*; mais dans ce cas, la cloison de séparation est plus importante, le tissu conjonctif qui entoure la membrane protectrice du nerf pénètre entre les deux moitiés et en augmente ainsi l'intervalle de séparation. Le cas de l'Anguille se rapproche de cette disposition. La répartition des cloisons n'est pas uniforme sur toute l'épaisseur du nerf. Chez le Brochet, elles sont abondantes dans les régions périphériques, deviennent rares ou peuvent manquer au centre.

La division du nerf en plusieurs tronçons est nette chez un Cobitidiné étudié à cet égard par DEYL (6), *Misgurnus fossilis*, de même chez un Siluridé, *Ameiurus nebulosus*. Mais la division ne s'observe que dans les régions du nerf voisines du globe oculaire et cela entraîne l'existence, pour un même œil, de plusieurs points de pénétration du nerf optique. DEYL (69) en a compté 10 chez *Misgurnus fossilis*, et *Ameiurus nebulosus*. Moi-même, chez cette dernière espèce, je n'ai retrouvé qu'une division du nerf optique en 5 tronçons comme le représente la figure 26 de la page 71. Ces tronçons ne sont pas d'importance égale, le plus volumineux est celui qui est situé le plus près de l'axe optique; il est à noter que le point de pénétration dans le globe oculaire est le même que le point de pénétration du nerf optique dans le cas des espèces à nerf optique non divisé. Les autres branches sont situées au-dessous de la partie inférieure du globe oculaire, leur importance décroît à mesure que l'on se rapproche de l'*ora serrata*. Cette division de la papille du nerf optique a été retrouvée aussi chez *Polypterus* et chez les larves de Batraciens, en particulier dans le genre *Bufo*.

Une division du nerf optique en plusieurs branches a été

constatée par STUDNICKA dans le cas de *Perca*. Mais alors les branches restent en contact les unes avec les autres.

Le nerf optique peut être compact et cylindrique comme cela s'observe chez *Gadus*, *Esox*, *Lota*, *Gobius*, *Lophius* d'après LEUCKART (233), DEYL (69), STUDNICKA (160).

Dans d'autres cas bien plus nombreux, le nerf optique affecte une forme rubannée, et cette forme est reconnue comme la forme type du nerf optique des Poissons. Cette disposition a été décrite pour la première fois par M. MALPIGHI qui en a donné une bonne figure dans le cas de l'Espadon. HALLER (114) et STANNIUS ont fait la même constatation. La figure suivante représente en coupe transversale la disposition des fibres du nerf optique de *Trigla corax* que j'ai étudié à cet égard (fig. 35).

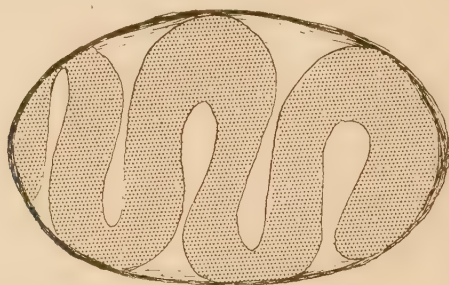


Fig. 35. — Coupe transversale schématique du nerf optique de *Trigla corax*.

Des théories ont été émises par les auteurs précédemment cités, cherchant à expliquer quelle est, de la forme rubannée ou de la forme cylindrique, la plus primitive. La question est difficile à résoudre car ces deux formes se rencontrent dans des groupes variés dans lesquels on peut trouver tantôt des espèces évoluées et tantôt des espèces primitives.

Il existe d'autre part tous les termes de transition entre ces deux formes. DEYL (69) a montré que ces termes de passage se trouvaient réalisés chez *Ophidium*, *Cottus*, *Serranus*.

Enfin, les deux formes peuvent se rencontrer en différents points du même nerf, c'est ainsi que l'on peut observer la forme cylindrique au niveau du chiasma, et la forme rubannée près du globe oculaire.

Je rappelle que la forme en ruban est très fréquente chez les

Poissons. C'est celle qui s'observe le plus souvent chez les Sélaciens.

Chiasma. — Il y a toujours chez les Poissons croisement des nerfs optiques et croisement complet.

Il n'est pas de règle absolue pour indiquer lequel des deux nerfs passe dorsalement par rapport à l'autre.

HANNOVER trouva chez *Esox lucius* et *Gadus morrhua* que le nerf dorsal est celui qui va à l'œil gauche (115).

LUSSANA et moi-même avons vu chez *Tinca tinca* et *Salmo fario* la même disposition (164 et fig. 36).

Cependant, d'après les observations étendues de H. PARKER (196) il résulte que le sens du croisement est susceptible de variations chez une même espèce. Sur cent exemplaires de dix espèces de Poissons téléostéens symétriques, il trouva, pour chaque cas, que six espèces montrent le nerf qui va à l'œil droit dans la position la plus dorsale, tandis que les quatre autres montrent la disposition inverse. Chez les Téléostéens asymétriques, il fit des observations analogues tout en remarquant que, chez ceux qui ont les yeux à droite, le nerf optique qui va à l'œil gauche est en général dorsal, tandis que chez ceux qui ont les yeux à gauche, c'est le nerf qui va à l'œil droit qui est placé dorsalement.

Quel que soit le sens du croisement, les nerfs passent l'un au-dessus de l'autre, comme j'ai pu le constater chez les différentes espèces qui ont constitué mon matériel d'étude et comme le montrent les figures ci-après qui se rapportent à *Esox lucius*, *Barbus barbus*, *Tinca tinca*, mais qui schématisent les cas les plus souvent observés (voir fig. 36).

Lorsque les membranes d'enveloppe arrivent à se souder de manière à rendre difficile par une simple dissection la séparation des deux nerfs je me suis assurée de leur croisement complet sur des coupes pratiquées à ce niveau et perpendiculairement à la longueur des nerfs.

Le croisement complet par simple superposition des deux nerfs présente deux exceptions offertes par *Clupea harangus* et le Scardon (fig. 37). Chez le premier, le nerf optique droit passe à travers une boutonnière du nerf optique gauche. Chez le Scardon les deux nerfs se subdivisent en deux moitiés qui s'entrecroisent de manière à former une sorte de treillis à

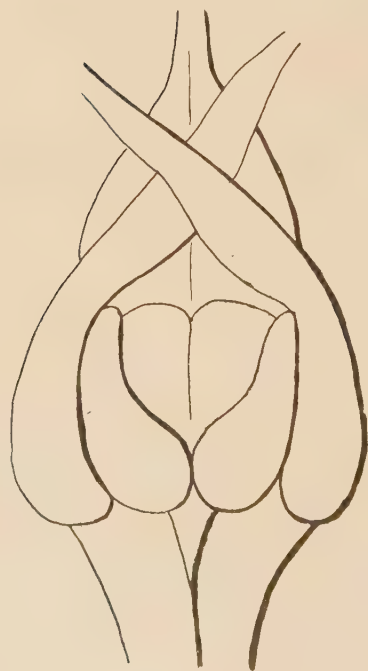
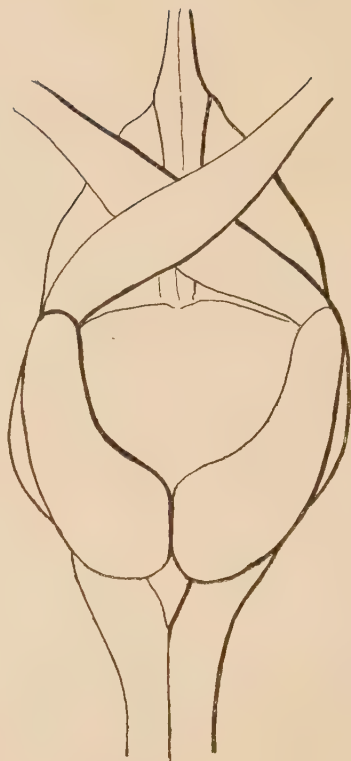
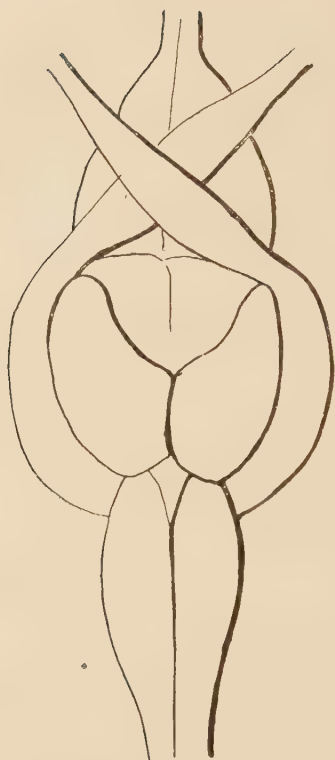


Fig. 36. — Cerveau de
Esox lucius, *Barbus
barbus*, *Tinca tinca* vus
par la face inférieure
pour montrer le chiasma
des nerfs optiques.

I, *Esox lucius*, en haut
et à gauche ;

II, *Barbus barbus*, en haut
et à droite ;

III, *Tinca tinca*, en bas.

quatre lames superposées. Cette disposition a été observée pour la première fois par HANNOVER. Je la rapporte ici telle qu'il la représentée.



Fig. 37. — Croisement des nerfs optiques dans le chiasma. A gauche, *Clupea harangus* ; à droite, chez le Scardon, d'après HANNOVER.

L'entrecroisement de quelques faisceaux dans le chiasma a été observé pour la première fois aussi chez les Reptiles par HANNOVER, qui, chez la Couleuvre par exemple, vit une subdivision des nerfs en trois faisceaux et ensuite leur entrecroisement.

Il pouvait être intéressant de savoir si le chiasma des nerfs optiques ne présentait pas une plus grande complexité dans le cas des Poissons les mieux doués sous le rapport de l'acuité visuelle. Je me suis adressée à ceux qui possèdent la *fovea* la plus perfectionnée, de par sa structure et de par sa situation, c'est-à-dire aux Lophobranches. J'ai constaté que leurs nerfs optiques se croisent par simple superposition comme dans le cas général des Téléostéens.

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE PHYSIOLOGIQUE

CHAPITRE PREMIER

CHAMPS VISUELS ANATOMIQUES

Détermination de l'étendue des champs de vision monoculaire et binoculaire.

I. Historique.

Les premières observations sur les conditions d'existence et d'étendue des champs de vision binoculaire des Poissons sont dues à J. MÜLLER (178). La méthode de MÜLLER consiste à déterminer l'angle des plans des deux ouvertures orbitaires. Puis, en considérant l'axe optique de chaque œil comme perpendiculaire au plan de l'ouverture de la cavité orbitaire où cet œil est logé, il suffit de calculer l'angle supplémentaire de l'angle précédemment mesuré pour connaître la divergence des yeux (fig. 38). MÜLLER a fait de telles mesures sur 190 Vertébrés, dont 40 Poissons pour lesquels l'angle des plans orbitaires varie de 0 à 82°. Il s'ensuit que, chez un grand nombre d'espèces, l'angle des axes optiques est voisin de 180°, les yeux sont donc très latéraux et le champ de vision binoculaire réduit.

Chez la Perche, par exemple, MÜLLER a trouvé un angle de 11 degrés formés par les plans des ouvertures orbitaires. L'angle des axes optiques est donc égal à 169 degrés.

MÜLLER admet ensuite que la vision binoculaire est possible lorsque les axes visuels peuvent converger sur un point donné : les images se forment alors sur des régions identiques de la rétine. Il vérifie cette hypothèse de la manière suivante : des animaux sont décapités ; sur les yeux mis à nu, des ouvertures

sont pratiquées de manière à voir l'intérieur de ces yeux. L'image d'un objet placé à une certaine distance de la tête ainsi préparée peut être observée en une région identique des deux rétines. MÜLLER a réalisé cette expérience sur le Brochet et ainsi se trouvait établie, chez les Poissons, l'existence de la fixation binoculaire.

TSCHERMAK (239-240) perfectionne la méthode de MÜLLER en déplaçant devant la tête de l'animal l'objet dont on veut observer l'image sur la rétine. Suivant le sens du déplacement il lui

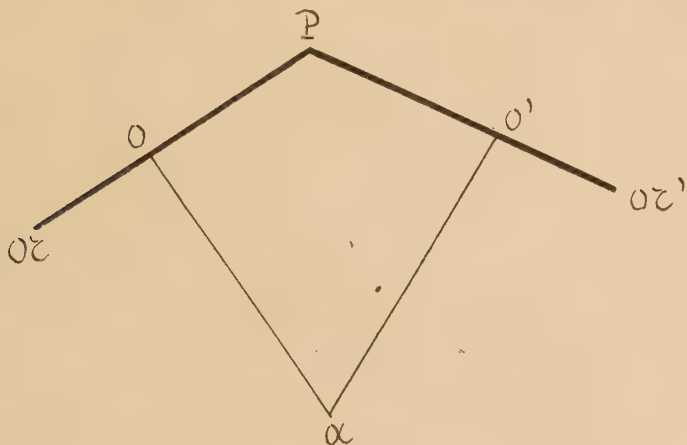


Fig. 38. — Détermination de l'étendue du champ visuel binoculaire d'après la méthode de J. MÜLLER.

$or \hat{P} or'$ = angle des plans orbitaires ; $o \alpha o'$ = angle des axes optiques.

est possible de situer le sommet du champ de vision binoculaire et de connaître l'étendue de ce champ. Il arrive ainsi à des résultats nombreux et précis chez les Mammifères et les Oiseaux. Il est moins heureux dans ses essais sur les Poissons et les Batraciens. Chez la Carpe, le seul Téléostéen mentionné dans les tableaux dressés avec les résultats de ses mesures, il indique une extension transversale du champ visuel binoculaire voisine de 5° et en situe le sommet à 1 centimètre au delà de la pointe du museau.

Le Dr ROCHON-DUVIGNEAUD (215) reprend la méthode de TSCHERMAK, détermine l'étendue du champ visuel binoculaire d'un certain nombre de Mammifères et d'Oiseaux. En ce qui

concerne les Poissons il constate, de même que MÜLLER sur le Brochet, l'existence d'un point de fixation binoculaire et de même que TSCHERMAK chez la Carpe, il mesure un champ de vision binoculaire de quelques centimètres. L'opacité complète des parois du globe oculaire l'oblige à pratiquer une fenêtre dans ces parois de manière à observer simultanément l'image dans les deux yeux. Ses essais sont faits sur la Carpe.

Enfin, peu avant les observations du D^r ROCHON-DUVIGNEAUD, SCHEURING (222 bis) détermine l'étendue des champs de vision binoculaire et monoculaire chez un certain nombre de Poissons de mer. Par les reflets de la cornée, la position des yeux et des orbites, et aussi par les mouvements des yeux à l'intérieur des orbites il conclut à l'existence d'un champ de vision binoculaire dans le plan horizontal voisin de 15 degrés.

Chez *Trachinus draco* et *Trachinus vivipara* il indique, en outre, la présence d'un champ visuel binoculaire supérieur compris entre 10 et 15 degrés.

Ses observations les plus précises et les plus étendues ont été faites sur les Pleuronectes. Cinq espèces ont été étudiées : *Pleuronectes limanda*, *Pleuronectes platessa*, *Pleuronectes microcephalus*, *Solea lutea*, *Rhombus maximus*. A toutes il reconnaît un champ visuel binoculaire antérieur et postérieur dans le plan horizontal et un champ visuel binoculaire supérieur dans le plan vertical. Les résultats varient relativement peu d'une espèce à une autre. Voici, à titre d'exemple, les mesures faites sur *Pleuronectes limanda* :

Vision binoculaire.

- 1° en avant : 55°;
- 2° en haut : 55°;
- 3° en arrière : 10°.

Vision monoculaire.

- 1° Horizontalement : 210°;
- 2° Verticalement : 200°;
- 3° Dans le plan sagittal : 250°.

Chez *Solea lutea* les champs de visions binoculaires dans le plan horizontal ne seraient pas symétriques de part et d'autre du plan médio-sagittal de l'individu, mais la différence est faible.

II. Recherches personnelles.

Comme le montre le précédent exposé historique, l'étendue des champs de vision chez les Poissons est assez mal connue. Les essais de MÜLLER, TSCHERMAK, ROCHON-DUVIGNEAUD n'ont porté que sur une seule espèce et n'ont permis à ces différents auteurs que des conclusions fort imprécises, contrairement à celles qu'ils ont données sur l'étendue des champs de vision chez les autres Vertébrés, les Oiseaux en particulier, très complètement étudiés à ce point de vue par le D^r ROCHON-DUVIGNEAUD.

SCHEURING, sauf dans le cas des Pleuronectes, ne donne que des nombres moyens et approchés; il ne fait pas connaître l'étendue des champs de vision monoculaire. C'est pourquoi j'ai repris ces essais en essayant d'abord d'établir une méthode de détermination de l'étendue des champs de vision binoculaire et monoculaire chez les Poissons et, ensuite, d'appliquer cette méthode au plus grand nombre possible d'espèces différentes.

Technique. — La méthode employée par moi n'est qu'une modification de la méthode imaginée par TSCHERMAK et utilisée et perfectionnée ensuite par le D^r A. ROCHON-DUVIGNEAUD, E. BOURDELLE, J. DUBAR, pour la détermination précise de l'étendue des champs de vision chez un certain nombre de Mammifères et d'Oiseaux.

Cette méthode est celle de l'image transsclérale.

Elle consiste à placer au centre d'un cercle gradué la tête séparée du tronc de l'animal que l'on étudie. Les pôles postérieurs des yeux ayant été mis à nu; il est relativement facile d'apercevoir à travers la sclérotique l'image d'une source lumineuse qui, placée en avant du museau de l'animal, vient se former sur sa rétine. Par déplacements de la source lumineuse autour du cercle gradué, on peut suivre les déplacements de l'image de cette source sur la rétine. Il y a vision binoculaire anatomique lorsque l'image est vue simultanément dans les

deux yeux ; l'étendue de ce champ de vision est facile à mesurer à l'aide de la graduation du cercle périmétrique.

Chez les Poissons, il ne saurait être question d'observer des images transscélérales. L'épaisseur de la sclérotique particulièrement accusée au niveau des plaques cartilagineuses, la présence de la glande choroïdienne, l'abondance du pigment choroïdien et rétinien sont autant de causes d'opacité de la paroi du fond de l'œil.

En retirant la sclérotique, en supprimant la glande choroïdienne, en diminuant, par grattage à l'aide d'un scalpel ou d'un pinceau, l'épaisseur de la couche pigmentaire il est possible d'observer directement les images qui se forment sur la rétine. Cette dissection est délicate, elle constitue la seule difficulté de cette méthode, la mesure de l'étendue des champs de vision étant ensuite fort aisée. Elle doit être rapidement exécutée : il ne faut pas, en effet, que les parois de la partie antérieure du globe oculaire aient le temps de perdre leur résistance, car cela provoquerait un enfoncement de l'œil dans l'orbite et pourrait entraîner des erreurs dans les mesures. Là rétine, dans une dissection bien faite, suffit à maintenir le corps vitré à sa place et dans sa forme au moins pendant une dizaine de minutes, temps suffisant pour effectuer les mesures. L'épaisseur du pigment doit être diminuée de manière que les parois perdent leur opacité complète, mais il doit rester une couche de pigment assez épaisse pour permettre de distinguer l'image claire de la source lumineuse dont on veut observer les déplacements. Il peut arriver que les espèces étudiées réalisent naturellement ces conditions. C'est ainsi que chez la Rascasse la réduction du pigment rétinien m'a permis de faire des mesures sur des yeux à rétine intacte.

Enfin, il faut, autant que possible, respecter les différentes parties de la région antérieure de l'orbite de manière à ne pas modifier la position des yeux et à pouvoir leur faire subir volontairement des mouvements analogues à ceux que l'on peut voir réaliser sur l'animal vivant.

Le cercle périmétrique qui a servi à mes essais mesurait 40 centimètres de diamètre. La source lumineuse était une lampe électrique en verre dépoli entourée d'un manchon noir, opaque, en un point duquel était une ouverture de forme

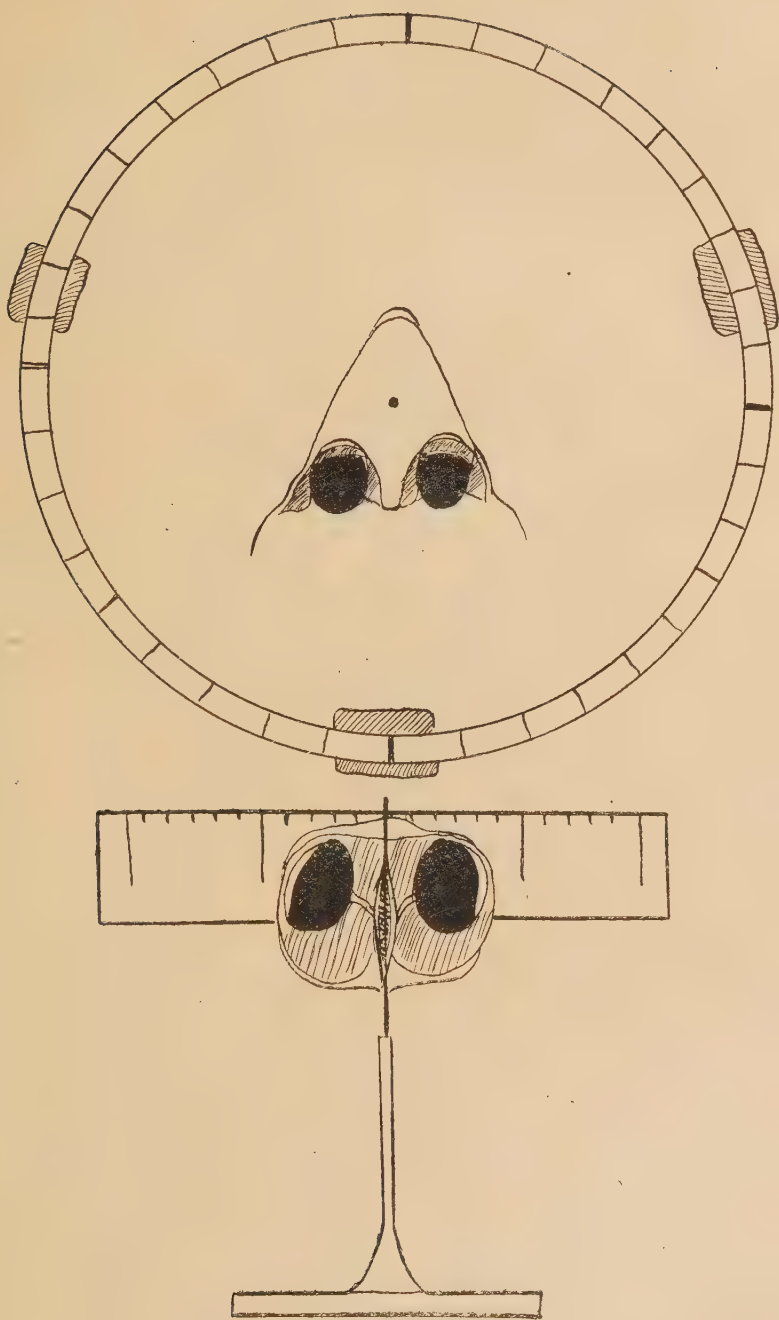


Fig. 39. — Cercle périmétrique construit pour la détermination de l'étendue
des champs visuels anatomiques chez les Poissons.
En haut, appareil vu de face ; en bas, projection verticale de l'appareil.

déterminée, un losange dont le grand axe mesurait à peine 2 centimètres de longueur.

Résultats. — Dans chaque cas les mesures ont été faites sur deux individus au moins, chez lesquels la dissection des pôles postérieurs des yeux avait été bien réussie. La moyenne des résultats est exprimée dans le tableau suivant que complètent les planches XI et XII. Dans chaque cercle le champ de vision binoculaire est représenté par un secteur figuré en noir, et les champs de vision monoculaire par deux secteurs figurés par deux plages pointillées.

Il ne s'agit ici que des champs de vision dans le plan horizontal.

Noms des espèces	Champ de vision binoculaire	Champ de vision monoculaire
<i>Mullus barbatus</i>	22 degrés	144 degrés
<i>Trigla corax</i>	2	169
<i>Scorpena scrofa</i>	30	125
<i>Perca labrax</i>	30	140
<i>Trachurus trachurus</i>	36	107
<i>Sargus rondeletti</i>	30	115
<i>Box salpa</i>	10	150
<i>Chrysophrys aurata</i>	20	108
<i>Crenilabrus pavo</i>	20	105
<i>Mugil ramada</i>	14	108
<i>Perca fluviatilis</i>	32	140
<i>Salmo fario</i>	30	130
<i>Esox lucius</i>	30	140
<i>Cyprinus carpio</i>	22	140
<i>Tinca tinca</i>	14	150
<i>Barbus barbus</i>	28	130
<i>Brama brama</i>	30	136
<i>Carassius auratus</i>	26	138
<i>Leuciscus rutilus</i>	28	140
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	28	140

J'ai constaté, sans avoir pu faire de mesure précise, l'existence d'un champ de vision binoculaire chez l'Anguille, le Congre, l'Hippocampe. Chez ce dernier, la vision binoculaire semble particulièrement étendue.

Champ de vision anatomique dans le plan vertical. — Si, en maintenant la tête du Poisson dans la position qu'on lui a donnée pour la détermination de l'étendue des champs de vision dans le plan horizontal, on place le cercle périmétrique perpendiculairement par rapport à sa position première, on peut

par déplacement de la source lumineuse le long de ce cercle, déceler l'existence d'un champ visuel binoculaire dans le plan vertical, et mesurer ensuite l'étendue de ce champ.

L'existence d'un champ visuel binoculaire supérieur dans le plan vertical paraît constante chez la plupart des espèces. Il ne dépasse pas quelques degrés comme étendue. Il atteint son maximum chez les Salmonides. Chez la Perche, il m'a été possible d'en faire une mesure précise. Il est égal à 30° , c'est-

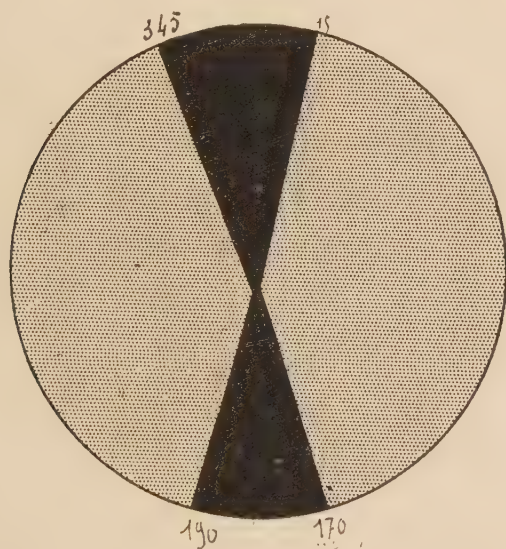


Fig. 40. — Champs de vision anatomique dans le plan vertical chez la Perche. Les plages noires correspondent aux champs de vision binoculaire ; les plages pointillées correspondent aux champs de vision monoculaire.

à-dire voisin du champ de vision binoculaire dans le plan horizontal. De plus, cette espèce possède un champ visuel binoculaire inférieur dans le plan vertical. Entre ces deux champs s'étend un champ de vision monoculaire.

Ainsi la Perche possède un champ de vision circulaire complet dans le plan vertical.

Chez aucune espèce je n'ai constaté le même fait dans le plan horizontal. Il existe un champ de vision binoculaire antérieur, jamais postérieur.

Sommet du champ visuel binoculaire. — Le sommet du champ visuel binoculaire est aisé à déterminer de la manière suivante :

on place la source lumineuse de manière à obtenir son image simultanément dans les deux yeux. Cette position étant déterminée, on éloigne la source en suivant la direction du rayon du cercle sur lequel se trouvait la lampe lors de la formation des deux images. On fait cesser le déplacement lorsque l'une des

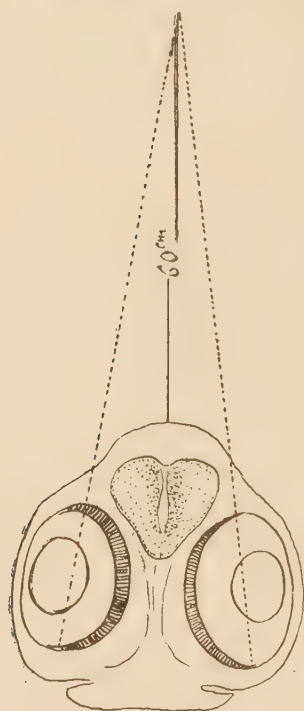


Fig. 41. — Schéma du champ visuel binoculaire chez la Perche.

images disparaît. Le sommet du champ visuel binoculaire se trouve à une distance du museau de l'animal observé comprise entre 60 et 80 centimètres. Chez la Perche, pour laquelle cette mesure a été faite avec le plus de précision, le sommet du champ visuel commun est de 70 centimètres de la pointe du museau.

La distance du sommet du champ visuel binoculaire à la tête de l'animal est la même qu'il s'agisse du champ visuel binoculaire dans le plan vertical ou dans le plan horizontal (voir fig. 41).

Il est à noter que les parties périphériques de la rétine, et particulièrement la partie temporale postérieure, sont particulièrement intéressées par la vision binoculaire.

Conclusions. — L'existence d'un champ de vision binoculaire s'est montrée constante chez toutes les espèces étudiées.

L'étendue de ce champ est variable suivant les espèces, mais dans la majorité des cas, il est compris entre 20 et 30 degrés, lorsqu'il s'agit, bien entendu, du champ de vision binoculaire dans le plan horizontal. Dans le même plan il existe toujours un champ de vision monoculaire d'amplitude bien supérieure, mais dont l'étendue paraît très généralement être l'inverse de celle du champ de vision binoculaire, comme le montre l'exemple bien caractéristique de *Trigla corax*. Les variations d'étendue de ces champs paraissent en relation étroite avec la position des yeux.

De nombreuses espèces possèdent un champ de vision binoculaire dans le plan vertical et dans la région supérieure de ce plan.

Toutefois, il peut exister aussi un champ de vision binoculaire dans la région inférieure de ce même plan, comme je l'ai observé chez *Perca fluviatilis*.

Dans la majorité des cas, chez des espèces adultes et de taille moyenne, le sommet des champs de vision binoculaire est situé à une distance de l'extrémité du museau au moins égale à 60 centimètres.

Enfin il est intéressant de noter que les régions périphériques de la rétine concourent à la vision binoculaire. Ces régions possèdent une acuité visuelle à peine inférieure à l'acuité des autres régions de la rétine ; de plus la *fovea*, quand elle existe, est placée très latéralement par rapport au fond de l'œil. Ces dispositions permettent à la vision binoculaire d'atteindre le maximum de netteté.

CHAPITRE II

CHIASMA DES NERFS OPTIQUES ET VISION BINOCULAIRE

J'ai établi précédemment l'existence d'un champ visuel anatomique, mais la question reste ouverte de savoir comment se fait la fusion des deux images perçues simultanément par deux régions identiques de la rétine de chaque œil ; autrement dit, les Poissons possèdent-ils la vision binoculaire physiologique ?

Ce problème, agité souvent dans le cas des Vertébrés supérieurs n'est pas entièrement résolu. Plusieurs théories ont été émises qui accordent au mode de croisement des nerfs optiques dans le chiasma une importance prépondérante.

Parmi ces théories, la plus célèbre est celle de CAJAL ou doctrine de la *vision panoramique* (47).

Pour cet auteur, il ne peut y avoir de vision binoculaire physiologique que si les centres cérébraux, qui reçoivent l'excitation provenant de chaque œil, fonctionnent comme un centre unique. Par suite, la vision binoculaire physiologique n'est possible que dans les yeux à croisement complet ou partiel des nerfs optiques dans le chiasma. Il ne peut y avoir perception continue des différentes parties d'un objet que si les images interverties par chaque œil, se soudent de manière à donner une impression d'ensemble. Seul, le croisement complet peut permettre ce contact des images, il serait donc, d'après CAJAL, le seul mode de croisement des nerfs optiques qui réalise la vision panoramique la plus nette.

D'après cette théorie, le croisement partiel, réalisé chez les Vertébrés supérieurs, serait moins favorable à une bonne vision ; la portion croisée des nerfs agirait, comme dans le cas du croisement complet, très favorablement, mais la portion non croisée interviendrait pour diminuer les avantages de cette

disposition, de sorte, que l'on obtiendrait définitivement une vision panoramique diffuse.

Récemment, OVIO (192) reprend la doctrine de CAJAL, très judicieusement en discute les erreurs et établit une théorie dont je résume ici l'exposé.

Ovio fait d'abord remarquer qu'il ne se produit pas, comme l'admet CAJAL, une impression cérébrale unique pour des per-

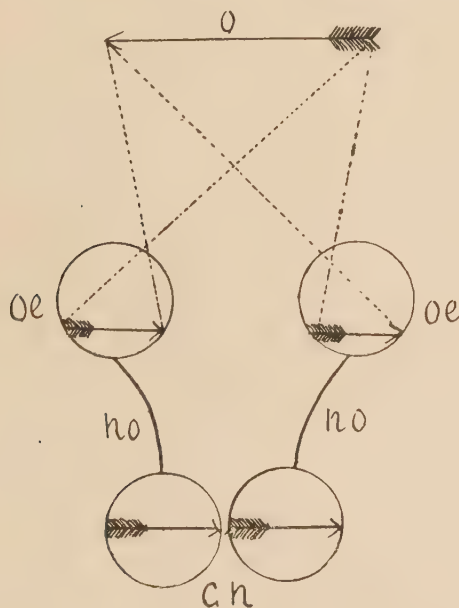


Fig. 42. — Cas de l'absence de croisement.

ceptions visuelles séparées. Ainsi l'hypothèse de la vision panoramique de CAJAL ne paraît pas fondée.

Il ne saurait y avoir de vision panoramique que s'il y a vision binoculaire anatomique, c'est-à-dire s'il y a vision simultanée par deux régions identiques de la rétine de chaque œil.

Mais, lorsqu'il y a croisement complet ou absence de croisement des nerfs optiques, l'impression de continuité n'est point supérieure à celle que donne un seul œil et Ovio établit deux schémas, l'un se rapportant au cas du croisement complet (fig. 43), l'autre à l'absence de croisement (fig. 42), qui montrent bien cette absence de superposition.

Il peut y avoir superposition mais non continuité des impressions perçues. Dans le cas du croisement partiel les conditions anatomiques permettent la continuité des deux sensations perçues par chaque œil et leur superposition en une projection unique. C'est ce que schématise la figure 44.

Voici l'explication de cette représentation schématique. Soit a, b, c , les différentes régions de l'objet O . La partie ab per-

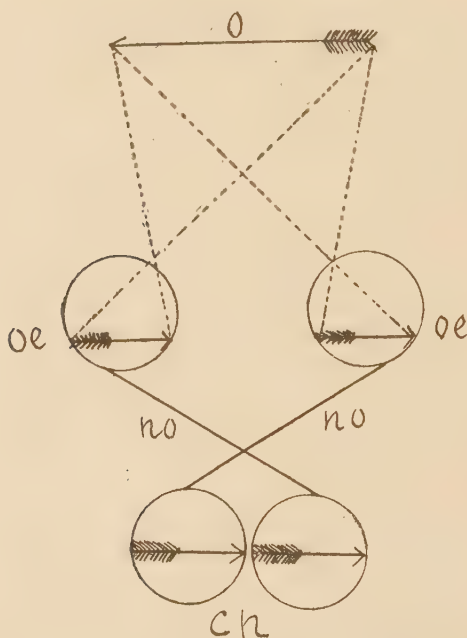


Fig. 43. — Cas du croisement complet.

$c. n.$ = centre nerveux ; $n. o.$ = nerf optique ; $o.$ = objet ; $œ.$ = œil.

que par l'œil gauche se transmet au centre droit par le faisceau croisé. Ce même centre reçoit aussi l'impression de l'image de la partie ab , perçue par l'œil droit et transmise par le faisceau non croisé. Ces deux impressions se superposent dans le même centre nerveux. Il en serait de même pour les impressions produites par les parties bc de l'objet. Ainsi les deux centres reçoivent une impression continue de l'objet entier.

Ainsi, dans les trois cas, les centres nerveux reçoivent une même image cérébrale, mais la supériorité au point de vue

physiologique du chiasma à croisement partiel sur le chiasma à croisement complet, ou l'absence de croisement, est de donner une plus grande image cérébrale et, par suite, de mieux saisir les images, cela du fait de la superposition de deux images perçues simultanément par chaque œil et conduites au même centre nerveux.

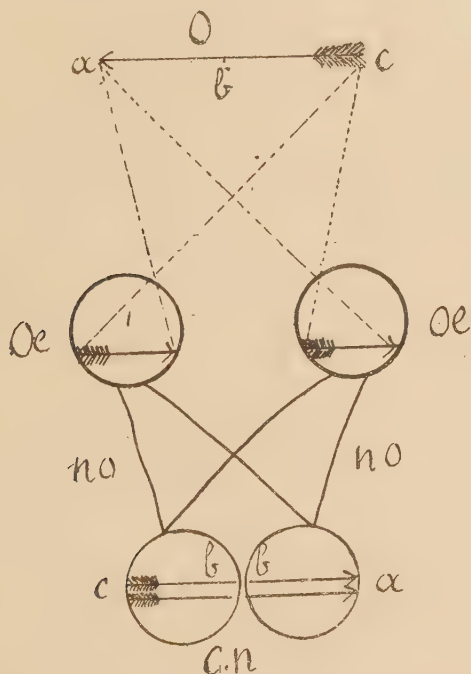


Fig. 44. — Schéma de la transmission des impressions visuelles dans le cas du croisement partiel des fibres des nerfs optiques dans le chiasma.
(Mêmes indications que pour les figures précédentes).

Nous avons vu précédemment que les Poissons appartiennent au type à croisement complet. Il semble donc que leur vision binoculaire anatomique soit aussi une vision binoculaire physiologique, mais cette vision est moins parfaite que celle des Vertébrés supérieurs, qui possèdent des nerfs optiques se croisant partiellement dans leur chiasma.

Selon une opinion émise récemment par QUIDOR et HÉRUBEL (204) seule la vision stéréoscopique ou de profondeur serait possible aux individus pourvus d'un chiasma à croisement partiel.

Ainsi la sensation du relief manquerait aux Poissons qui ne percevraient l'éloignement des objets que lorsque ceux-ci seraient en mouvement.

Cette opinion me paraît discutable. Les deux images perçues par chaque œil ne sont pas absolument identiques et, par cela même, l'impression continue perçue par le centre nerveux peut être complétée d'une impression stéréoscopique.

Il est évident que cette impression est moins parfaite que chez les individus à croisement partiel, mais elle me paraît exister.

L'opinion de QUIDOR et HÉRUBEL semble confirmée par le comportement des Poissons qui, en général, reconnaissent les objets d'abord à leur mouvement, ensuite à leur forme. Mais je crois qu'il faut plutôt chercher l'explication de ce comportement dans la structure de la rétine et les conditions anatomiques de l'acuité visuelle.

CHAPITRE III

RÉFRACTION

Les différents milieux oculaires, traversés par des rayons lumineux, impriment à la direction de ces rayons une certaine déformation, grâce à laquelle les images de points lumineux peuvent se former sur le fond ou dans une région voisine du fond de l'œil.

L'ensemble de ces changements de direction constitue le phénomène de la réfraction.

La cause de ce phénomène est l'inégale vitesse avec laquelle la lumière se propage quand les milieux traversés par elle ont des propriétés physiques (densité) de valeur différente.

La déformation du faisceau lumineux dépend :

1° de la nature de ces milieux ;

2° de la forme de la surface qui les sépare.

On donne le nom d'indice de réfraction d'un milieu a par rapport à un milieu b , au rapport du sinus de l'angle d'incidence d'un rayon au sinus de l'angle de réfraction de ce même rayon qui passe du milieu a dans le milieu b .

L'air étant pris comme terme de comparaison, son indice est considéré comme unité.

Les rayons lumineux qui pénètrent dans un œil construit sur le plan général d'un œil de Vertébré sont réfractés par la cornée, l'humeur aqueuse, le cristallin et le corps vitré.

Ces différents milieux sont séparés par des surfaces courbes.

La déformation des faisceaux lumineux dépendra donc de la différence entre les indices de réfraction de l'air et des milieux oculaires pour les animaux terrestres, de la différence entre les indices de réfraction de l'eau et de ces mêmes milieux pour les animaux aquatiques. Plus la différence entre les valeurs des indices est grande, plus accentuée se trouve la convergence des rayons, et inversement.

La déformation dépendra aussi de la forme de la surface du cristallin et de la cornée. La convergence croîtra avec la diminution du rayon de courbure.

1) *Historique de l'étude de la réfraction chez les Poissons.*

Cette étude est relativement récente et a fait l'objet de recherches peu nombreuses.

Le premier, TH. BEER (23), dans un travail étendu, mesure la réfraction des yeux de quarante Poissons de mer environ. Son étude est basée principalement sur l'anatomie de l'œil chez des espèces pour lesquelles, selon lui, tout jeu d'accommodation est supprimé par l'action d'atropine ou de curare. Il conclut chez tous à une myopie accentuée pouvant aller jusqu'à 12 dioptries sous l'eau et jusqu'à une centaine de dioptries à l'air. Il décrit ensuite un mode d'accommodation propre à compenser entièrement cette amétropie.

HESS (117) étudie plus tard le Périophthalme, Gobionidé des mers chaudes asiatiques. La biologie de cette espèce diffère de la biologie des Poissons en général : vivant dans des eaux peu profondes, il cherche sa nourriture la tête hors de l'eau. A l'air, il serait emmétrope, à l'état de repos accommodatif.

KARSTEN met ces conclusions en doute (130).

En 1911, employant la méthode skiascopique, SICHERER (231) le premier, signale des degrés variables d'hypermétropie chez quelques espèces d'eau douce. Voici ses résultats : Truite : + 5 dioptries à + 9 dioptries ; Barbeau : + 9 à + 10 dioptries ; Gardon : + 8 à + 15 dioptries ; Brochet : + 10 à + 11 dioptries ; Perche : + 10 à + 15 dioptries.

Récemment, le Docteur A. ROCHON-DUVIGNEAUD (212) détermine, par la même méthode, la réfraction de quelques Poissons d'eau douce maintenus en aquarium. Partout, il note plusieurs dioptries d'hypermétropie ; ses observations étant les seules qui concluent à l'hypermétropie statique, la myopie est très généralement considérée comme l'état de réfraction normale des Poissons. Cette opinion semble, *a priori*, justifiée par l'anatomie de l'œil du Poisson et son cristallin sphérique. Elle trouve un nouvel appui dans les caractères physiques du milieu où vivent les Poissons. Pour ces derniers, selon OVIO, « le monde

de la vision est restreint parce que l'eau, même très transparente, ne permet pas de voir à une grande distance; voilà pourquoi leur condition naturelle est la myopie ».

II) *Recherches personnelles.*

Il m'a été possible de mesurer la réfraction de l'œil chez une vingtaine de Téléostéens. Ces mesures ont été pratiquées selon une méthode skiascopique : le procédé objectif de CUIGNET ou *méthode de l'ombre pupillaire*.

Voici très brièvement le principe de cette méthode d'après l'exposé donné par BROCA (42).

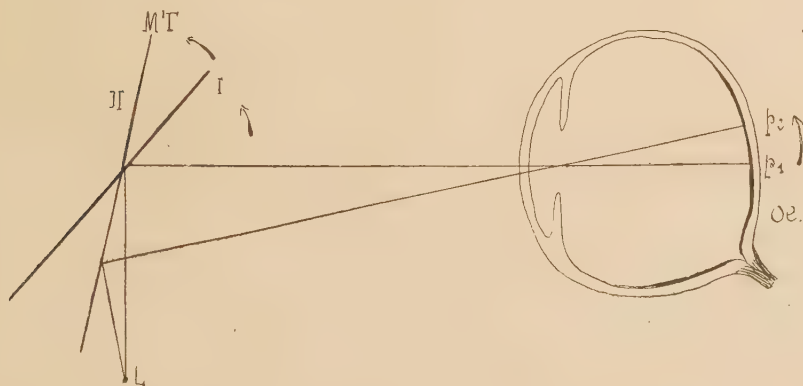


Fig. 45. — Déplacement des images au fond de l'œil.

Soit une source lumineuse L convenablement placée entre un miroir tournant MT et un œil fixe : œ . Supposons que le miroir tournant occupe successivement les positions I et II , l'image de la source lumineuse se formera d'abord au point p^1 puis au point p^2 de la rétine de l'œil observé (fig. 45).

Le sens du déplacement de l'image est bien le même que le sens du déplacement du miroir plan.

Supposons maintenant que le miroir fixe est remplacé par un œil dont la pupille serait tournée de manière à être traversée par les rayons lumineux et à permettre ainsi l'éclairage du fond de l'œil. Supposons aussi que le miroir tournant est percé en son centre d'une ouverture circulaire permettant à un observateur placé du côté non argenté de voir l'œil à étudier. Ce dis-

positif est réalisé par un simple ophtalmoscope à miroir plan.

L'observateur reçoit les images des points P et P_1 de la pupille (fig. 46) grâce à la lumière émise par les points P' et P'_1 de la rétine et transmise d'abord par les rayons PP' et $P_1P'_1$, puis par les rayons PO et P_1O .

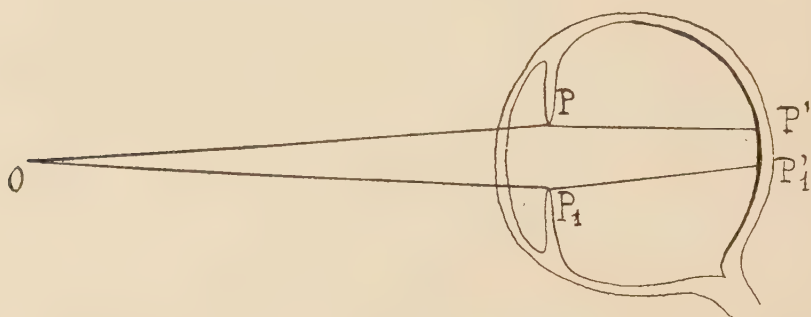


Fig. 46. — Formation de l'ombre pupillaire.

Il est évident que toutes ces observations se font dans la chambre noire.

Trois cas se présentent selon que l'œil observé est emmétrope, myope ou hypermétrope.

α) *Cas de l'emmétropie.* — L'image O' du point O se forme sur la rétine de l'œil observé. Les points P' et P'_1 sont superposés. Par rotation du miroir mobile, la pupille sera alternativement envahie tout entière soit par l'ombre, soit par la lumière (voir fig. 47).

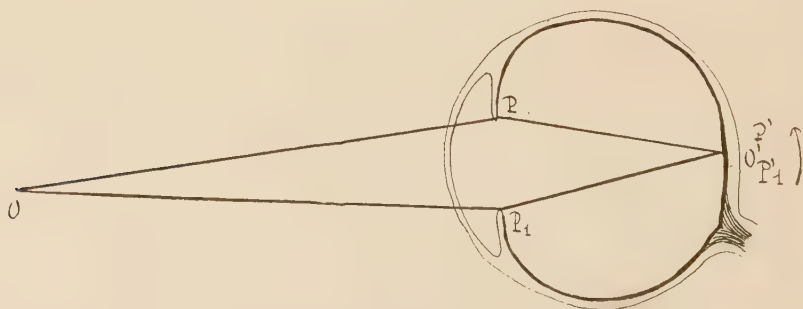


Fig. 47. — Formation de l'ombre pupillaire dans un œil emmétrope.

β) *Cas de la myopie.* — L'image O' du point O se forme en avant de la rétine qui est disposée pour voir nettement les objets placés en arrière de O . L'image de la pupille forme

sur la rétine une tache lumineuse comprise entre les points P et P_1 . Par rotation du miroir mobile selon le sens de la flèche le point P' disparaît le premier et par suite la partie de la pupille située en P sera la première envahie par l'ombre. A un moment donné, on pourra observer l'éclairage partiel de la pupille. L'ombre avancera dans un sens contraire à celui de la rotation du miroir : il y aura éclairage inverse (voir fig. 48).

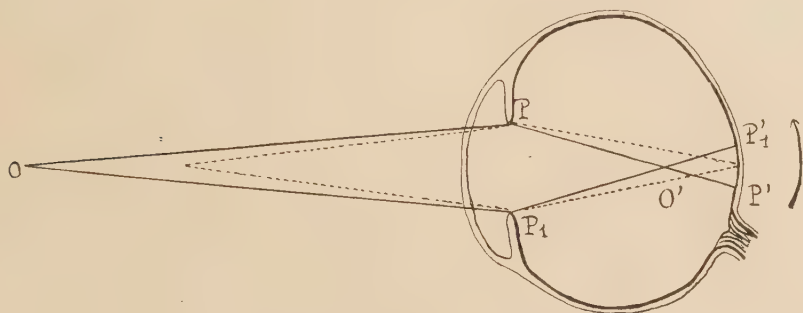


Fig. 48. — Formation et déplacement de l'ombre pupillaire dans le cas d'un œil myope.

γ) *Cas de l'hypermétropie.* — L'œil observé est disposé pour voir les objets placés en avant de O. L'image O' de O se forme en arrière de la rétine. L'image de la pupille est comprise entre les points P' et P_1' de la rétine. Par déplacement du miroir mobile dans le même sens que dans le cas précédent, le point P_1' disparaît le premier de même que l'image de la région P de la pupille. La pupille sera envahie par un croissant sombre se déplaçant dans le même sens que le miroir : il y aura éclairage direct (voir fig. 49).

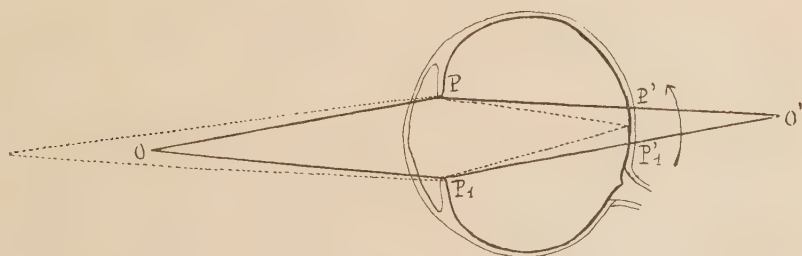


Fig. 49. — Formation et déplacement de l'ombre pupillaire dans le cas d'un œil hypermétrope.

Si l'on place devant l'œil observé des séries de verres correcteurs concaves ou convexes, suivant le cas, de manière à ramener l'image du point O sur la rétine on réalisera les conditions de l'œil emmétrope et par suite l'éclairement total de la pupille. Du numéro du verre employé pour arriver à ce résultat, il sera possible de déduire le degré de l'amétropie.

Applications du procédé de CUGNET aux Poissons. — Les espèces étudiées ont été choisies de grande taille de manière à observer des yeux avec des pupilles aussi larges que possible.

Dans tous les cas les observations ont été faites sur des animaux vivants maintenus immobiles dans l'eau, eau de mer pour les espèces marines, eau douce pour les autres. Aucun traitement destiné à dilater la pupille n'a été appliqué, ainsi qu'il est souvent pratiqué en ophtalmologie humaine. Chez les Poissons les mouvements de la pupille étant normalement de très faible amplitude par suite du développement restreint du sphincter de l'iris, il ne m'a pas semblé que ces mouvements puissent être des causes d'erreur; il ne m'a pas semblé possible, non plus, d'obtenir une dilatation appréciable de la pupille : l'instillation de nicotine en solution aqueuse de concentrations variées est demeurée sans effet.

Les individus examinés ont été placés contre la paroi d'un aquarium, paroi en verre disposée verticalement. La distance entre l'œil et la paroi a été réduite au minimum. Enfin, les mesures ont été faites à un mètre de distance de l'œil observé.

Résultats.

Nom des espèces étudiées	Réfraction sphérique en dioptries
<i>Trachurus trachurus</i>	+ 8
<i>Trigla corax</i>	+ 5
<i>Scorpena scrofa</i>	+ 4
<i>Crenilabrus mediterraneus</i>	+ 7
<i>Chrysophrys aurata</i>	+ 6
<i>Conger vulgaris</i>	+ 1 ou emmétropie
<i>Tinca tinca</i>	+ 7
<i>Cyprinus carpio</i>	+ 8

Nom des espèces étudiées	Réfraction sphérique en dioptries
<i>Leuciscus cephalus</i>	+ 9
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	+ 6
<i>Brama brama</i>	+ 4
<i>Perca fluviatilis</i>	+ 3
<i>Esox lucius</i>	+ 4
<i>Salmo fario</i>	+ 7

Sans avoir pu en faire la mesure, j'ai constaté l'hypermétropie chez *Mullus barbatus* et *Mugil capito*.

Dans le cas de *Conger vulgaris*, les observations n'ont pu être faites que sur un seul individu. Elles demanderaient à être reprises sur un plus grand nombre, le cas du Congre s'opposant à celui de tous les autres Téléostéens étudiés à cet égard.

Dans tous les cas, j'ai remarqué l'existence d'un astigmatisme hypermétropique composé : Par rotation du miroir mobile autour de son axe horizontal il est aisé de voir apparaître à la partie inférieure et à la partie supérieure de la pupille une ombre en croissant qui se déplace dans le même sens que le miroir (fig. 50).

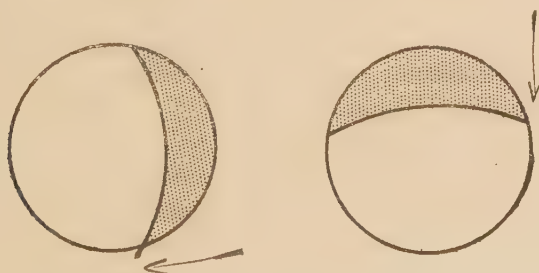


Fig. 50. — Déplacement de l'ombre pupillaire.

Dans le cas de l'hypermétropie simple (à droite); Dans le cas de l'astigmatisme hypermétropique (à gauche).

Ces résultats ne peuvent atteindre qu'un degré de précision d'environ une dioptrie : le diamètre relativement faible de l'orifice pupillaire, les jeux de l'accommodation, les mouvements des yeux, les zones concentriques très apparentes du cristallin, sont autant de circonstances qui, tout en rendant l'observation difficile, peuvent être des causes d'erreur.

Vérification expérimentale des résultats obtenus d'après la méthode de GUIGNET. — Il pouvait être intéressant de contrôler les résultats obtenus précédemment par l'observation des images qui se forment, à l'état de repos accommodatif, sur la rétine.

Il suffit pour cela de construire un œil schématique dans lequel la rétine est remplacée par un écran mobile et dans lequel l'appareil dioptrique est le cristallin d'un œil normal, ou le segment antérieur de l'œil tout entier : cornée, cristallin, humeur aqueuse (fig. 51 et 52).



Fig. 51. — Dispositifs représentant l'œil schématique ci-dessus décrit.

En maintenant cet ensemble dans l'eau, et en plaçant une source lumineuse du côté opposé à l'écran, on peut voir l'image de la source se former sur cet écran comme elle se formerait sur la rétine d'un œil normal.

L'écran est maintenu par un support fixé à une vis micrométrique dont on connaît la longueur du pas.

La source lumineuse, une lampe électrique, est placée contre une paroi noire dans laquelle a été pratiquée une ouverture de forme déterminée, une croix par exemple, de manière à pouvoir reconnaître ultérieurement les contours précis de l'image de la source qui est à une distance de l'œil de 40 cm. environ.

Avant tout essai, la distance du bord postérieur du cristallin à la rétine, de même que l'épaisseur de cette rétine, ont été mesurées.

Les essais ont été faits sur la Tanche, le Leuciscus, la Carpe. Ils ont donné lieu à deux séries d'expériences.

D'abord, l'écran a été placé à une distance du cristallin égale à la distance du cristallin à la rétine, plus la largeur de la

rétine. L'image obtenue à cette distance ayant été observée, l'écran est ensuite placé à une distance telle que l'image présente alors son maximum de netteté (voir fig. 52).

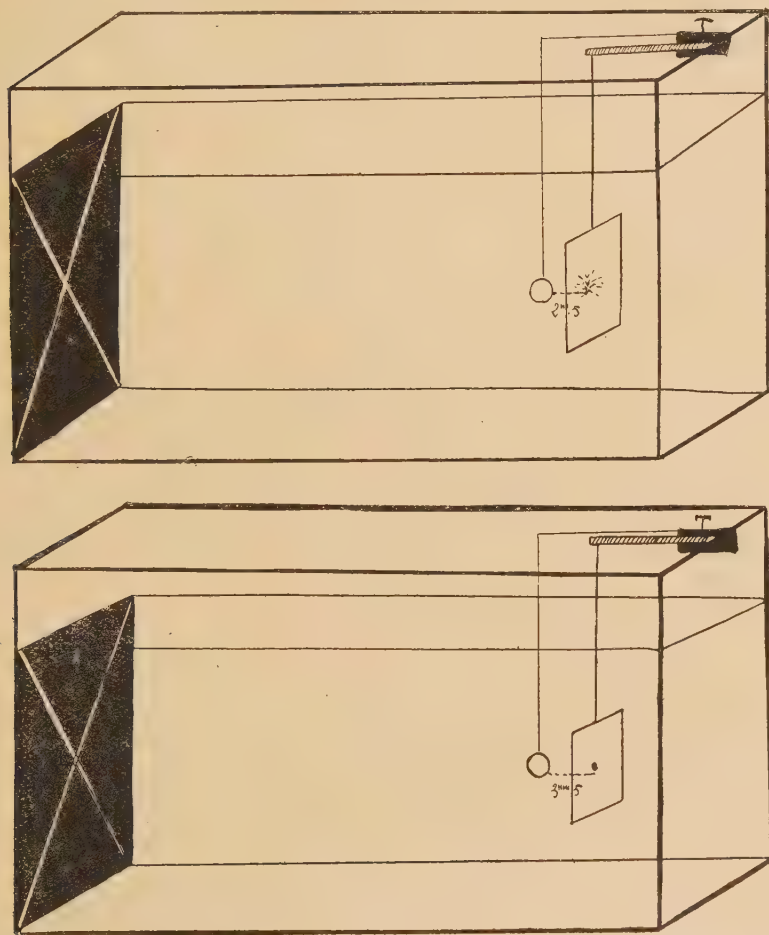


Fig. 52. — Schéma du dispositif permettant la vérification expérimentale de la réfraction statique chez les Poissons.

En haut, distance du cristallin à l'écran : distance du cristallin à la rétine + épaisseur de la rétine : cas de la Tanche : 2 mm. 5 ; en bas, l'écran est placé de manière à recevoir une image nette : cas de la Tanche : 3 mm. 5.

Voici les résultats obtenus ; aucune image nette n'a été observée lorsque la distance du cristallin à l'écran était égale à la distance du cristallin à la rétine, plus l'épaisseur de la rétine :

Verrier.

1° Chez une Tanche dont la distance du pôle postérieur du cristallin à la rétine était de 2 mm. 5 et dont l'épaisseur de la rétine était de 350 μ , l'image nette s'est formée à 3 mm. 5 du cristallin.

2° Chez un *Leuciscus* dont la rétine et le cristallin étaient distants de 1 mm. 5 et dont la rétine mesurait une épaisseur de 300 μ , l'image nette s'est formée à 2 mm. 25.

3° Chez une Carpe dont la rétine et le cristallin étaient éloignés de 3 mm. 2 et dont la rétine montre une épaisseur de 380 μ l'image nette s'est formée à 4 millimètres.

Ces mesures ne constituent qu'une vérification expérimentale. Elles ne peuvent donner que des valeurs approchées, mais non d'une précision mathématique. Les mesures à l'aide de la vis micrométrique permettent une approximation de 1/10 de millimètre, mais il faut, en plus, tenir compte des mouvements inévitables effectués par le cristallin sous l'influence des vibrations de l'eau où il est plongé.

Enfin, lorsque le cristallin, seul, sert dans l'établissement du dispositif décrit plus haut, je considère l'indice de réfraction de la cornée et celui de l'humeur aqueuse comme égaux à celui de l'eau; or, ces indices, quoique très voisins, ne sont pas de valeur rigoureusement égale.

Conclusions. — L'étude de la réfraction chez les Poissons osseux par la méthode skiascopique de CUGNET ou méthode de l'ombre pupillaire permet de conclure à un astigmatisme hypermétropique composé, dans tous les cas.

L'observation des images qui se forment au fond de l'œil, images formées dans un œil schématique à fond mobile, confirme ces conclusions.

Elle montre, de plus, que l'hypermétropie que décèlent les mesures skiascopiques ne saurait être compensée et transformée en myopie par suite de l'épaisseur de la rétine, comme le croyait BEER; l'image nette se forme en effet à une distance du cristallin supérieure à la distance du cristallin à la rétine, plus l'épaisseur de la rétine, dans un œil normal.

La cause de l'hypermétropie du Poisson doit être attribuée à la faible différence d'indice de réfraction de l'eau et de la substance du cristallin. Cette faible différence a pour conséquence

d'établir entre l'eau et le cristallin un système divergent, d'où hypermétropie.

La divergence, ainsi produite, est en partie compensée par le cristallin sphérique très convergent. L'hypermétropie chez les Poissons a donc sa cause dans les propriétés physiques du milieu où il vit et dans les propriétés physiques de la substance du cristallin et non dans les dispositions morphologiques de l'œil.

Cette cause paraît avoir échappé à BEER et ses successeurs.

Ainsi, la forme sphérique est la forme la meilleure qui puisse convenir au cristallin d'un Poisson et de toute espèce aquatique ; notons qu'elle se rencontre chez les Céphalopodes qui sont les invertébrés les mieux doués sous le rapport des organes visuels.

Les Poissons sont donc adaptés pour voir normalement au loin. Leur accommodation n'est pas négative ainsi que l'on a tendance à l'admettre.

CHAPITRE IV

ACCOMMODATION

I

Historique.

Le mécanisme de l'accommodation chez les Poissons osseux n'est connu que par les recherches de TH. BEER (23) qui, en 1894, publie sur ce sujet un important mémoire.

Les auteurs qui, ultérieurement, se sont occupé de la physiologie de la vision dans la série animale n'ont fait que résumer et approuver les conclusions de BEER, sans entreprendre de recherches originales. Ce sont principalement : HESS (117), DEISCHEL (63), FRANZ (84), SCHEURING (222 *bis*).

BEER fait précéder l'exposé de ses observations sur l'accommodation par l'étude de la réfraction chez les Téléostéens. J'ai exposé cette étude au début du chapitre que j'ai consacré moi-même à la réfraction statique chez ces mêmes espèces (voir p. 137). Je rappelle seulement ici et très brièvement les conclusions de BEER : les Poissons osseux paraissent hypermétropes à l'examen skiascopique. Mais les conditions anatomiques de l'œil, notamment l'épaisseur de la rétine, diminuent le diamètre antéro-postérieur de l'œil à tel point que l'hypermétropie apparente est, en réalité, une myopie qui peut dépasser 12 dioptries.

Le mécanisme de l'accommodation tel que le décrit BEER a pour but de compenser cette myopie. Alors que les Vertébrés supérieurs sont normalement hypermétropes ou emmétropes et accommodent pour voir de près ; selon BEER, les Poissons normalement myopes accommodent pour voir au loin. L'accommodation est dite « positive » chez les premiers ; elle est dite « négative » chez les seconds.

BEER donne très peu de renseignements sur la technique qu'il emploie. Nous savons seulement qu'il opère sur des yeux de Poissons morts dont il essaie de contracter le muscle

accommodateur par des stimulants électriques et chimiques (atropine). Il ne précise ni la force du courant, ni la concentration des solutions d'atropine employées.

Il considère comme organe de l'accommodation la campanule de HALLER pour laquelle il propose la dénomination de muscle rétracteur de la lentille (*musculus retractor lentis*). Le diamètre du cristallin reste invariable. Le mécanisme de l'accommodation serait le suivant : le cristallin, par contraction de la campanule, est tiré vers la région inférieure et temporale du globe oculaire. Il se rapproche ainsi du fond de l'œil, ce qui diminue d'autant le degré de myopie.

Ce mouvement de retrait se compliquerait d'un mouvement de rotation autour de l'axe de la lentille. Il serait limité par la résistance qu'offre le ligament suspenseur très peu extensible.

La destruction de la campanule de HALLER abolirait le jeu de l'accommodation. La puissance de l'accommodation atteindrait plusieurs dioptries. Elle serait d'autant plus grande que la myopie normale de l'espèce considérée serait plus accentuée. La vitesse d'accommodation est également variable. Elle atteint le maximum chez les espèces à déplacements rapides.

Les mouvements du cristallin, causés par la contraction de la campanule, provoqueraient sur la rétine du Poisson un déplacement des images du monde extérieur.

L'iris, comme chez les Vertébrés supérieurs, ne jouerait aucun rôle dans l'accommodation. Font exception les genres *Solea*, *Uranoscopus*, *Lophius* capables d'une contraction plus intense de la pupille. Chez ces trois genres également et, seulement chez eux, on pourrait obtenir, par l'excitation électrique, un rétrécissement concentrique de la pupille.

L'atropine détruit le jeu de l'accommodation. Son action a été étudiée après injection sous-cutanée ou intramusculaire.

II

Recherches originales.

Elles ont été entreprises et poursuivies au laboratoire d'Electrothérapie de la Salpêtrière sous la direction éclairée et bienveillante du Docteur BOURGUIGNON, chef de ce service ; les résultats exposés plus loin ont été obtenus avec son aide et la

collaboration qu'il a bien voulu m'accorder. Ce ne sont que les résultats préliminaires d'une étude ultérieure plus complète que nous espérons poursuivre.

Matériel d'étude et technique. — Les différentes espèces qui ont servi de matériel d'étude sont la Tanche, le Barbeau, le Brochet, la Carpe, le Gardon. Nous avons choisi de préférence des exemplaires de taille moyenne, de manière que la plus grande partie du globe oculaire entre dans le champ de la loupe binoculaire qui sert à nos observations.

Ces observations sont faites sur des yeux énucléés prélevés à des individus fraîchement tués. Chaque œil est ouvert suivant son plan équatorial vertical. La moitié antérieure, privée de la plus grande partie du corps vitré qu'elle renferme, est placée sur une lame de verre, la cornée appliquée contre la lame, de manière à laisser voir le cristallin, le ligament suspenseur et la campanule de HALLER.

Nous employons, pour provoquer la contraction des organes de l'accommodation, un courant continu de 8 à 12 milliampères, avec des électrodes en cuivre représentées par des fils de diamètre aussi réduit que possible. Ces électrodes sont maintenues en place par des supports fixes.

Résultats. — Les seuls résultats appréciables, jusqu'à maintenant, ont été obtenus sur le Barbeau et le Gardon.

Les autres espèces étudiées ont servi aux premiers essais, alors que la technique employée actuellement et que nous cherchons à perfectionner encore n'était pas au point.

Deux exemplaires de Gardon ont été étudiés. Dans les deux cas les observations ont été identiques, et se rapprochent de celles faites sur le Barbeau.

Nous avons observé deux faits, les électrodes étant placées l'une sur la campanule ou dans son voisinage, l'autre sur le ligament suspenseur du cristallin ou très près de lui.

1° Nous avons vu une contraction des parois du globe oculaire, dans les trois cas ;

2° Nous avons constaté, particulièrement chez le Barbeau, une faible rotation du cristallin autour de son axe et, chez le Gardon, un très léger déplacement du cristallin vers la région inférieure de l'œil.

Ce sont les mouvements de la paroi qui sont les plus nets ;

ils atteignent leur maximum d'amplitude lorsque les électrodes sont en rapport l'une avec la campanule, l'autre avec le ligament suspenseur. Leur amplitude diminue ou devient nulle lorsque les électrodes sont dans une position différente.

Conclusions. — Ces quelques essais ne nous permettent pas encore d'établir une théorie de l'accommodation chez les Poissons osseux.

Cependant, nous avons observé, nettement, une contraction rythmique des parois du segment antérieur du globe oculaire ce que BEER, ni aucun auteur, n'a signalé.

Nous n'avons point remarqué, comme l'a décrit BEER, un mouvement net du cristallin vers la région profonde de l'œil. Nous l'avons vu une seule fois se rapprocher de la paroi inférieure du globe oculaire, et encore le mouvement a-t-il été très faible.

Ces deux faits qui seront étudiés ultérieurement d'une manière plus complète et plus précise nous suggèrent cependant une hypothèse sur le mécanisme de l'accommodation chez les Téléostéens. Le rapprochement, sous l'influence du courant des parois du segment antérieur de l'œil détermine une diminution du volume intérieur de ce segment. Or, la cavité oculaire est remplie par le corps vitré, visqueux, donc déformable mais non compressible. Les pressions qu'il reçoit en un point se transmettent dans tous les sens et, en particulier, dans les régions les plus internes du globe oculaire, dont la paroi, en ce point reçoit une poussée, qui tend à l'éloigner. Ainsi la contraction des parois du segment antérieur entraînerait une augmentation du diamètre antéro-postérieur de l'œil.

Deux circonstances appuient cette hypothèse :

α) La déformation de la paroi postérieure du globe oculaire est possible grâce à l'existence des poches séreuses intraoculaires et intraorbitaires que nous avons signalées et décrites (p. 23 et 57).

β) L'augmentation du diamètre antéro-postérieur de l'œil compense le degré d'hypermétropie qui s'observe à l'état de repos accommodatif chez tous les Téléostéens ainsi que nous l'avons démontré précédemment.

Ainsi la contraction de la paroi serait un des processus de l'accommodation, peut-être le seul.

Ce mouvement ne nous paraît pas dû seulement à la contraction de la campanule de HALLER, mais il nous paraît aussi, et ce sont des recherches ultérieures qui tendront à le démontrer, que le ligament ciliaire, ou muscle tenseur de la choroïde, intervient d'une manière active.

Il est à remarquer que ce mode d'accommodation, par déformation du globe oculaire, a déjà été signalé dans la série animale. D'après Hess (47) les Céphalopodes qui de tous les Invertébrés sont les mieux doués sous le rapport des organes visuels, possèdent comme les Poissons un cristallin sphérique et indéformable ; leur réfraction normale est l'hypermétropie. Ils accommodent par augmentation du diamètre antéro-postérieur du globe oculaire qui dans la paroi de son segment antérieur présente un anneau musculaire puissant.

CHAPITRE V

SENSIBILITÉ DE LA RÉTINE A LA LUMIÈRE

L'action plus ou moins prolongée de la lumière ou de l'obscurité détermine des modifications morphologiques importantes dans la rétine.

Les travaux de CHIARINI (52), PERGENS (197), EXNER et JANUSCHKE (79-80-81), tout particulièrement, ont montré que les rétines d'yeux exposés à la lumière ou « rétines lumière » se caractérisent par une pigmentation dense répartie au-dessus et très près de la limitante externe; le segment externe des cônes devient court et massif. Les « rétines obscurité » se reconnaissent à leur pigment localisé à la partie la plus périphérique de la rétine et à un allongement marqué des cônes.

On sait aussi que le pourpre rétinien disparaît à la lumière et se régénère à l'obscurité, comme l'ont montré d'une manière étendue ABELSDORFF et KOTTGEN (140-141) qui l'ont recherché dans les différentes classes de Vertébrés.

On admet enfin que la rétine à l'état de repos a une réaction neutre ou alcaline, acide quand elle est fortement éclairée.

Ces modifications dans la morphologie des éléments visuels et dans leur composition sont des signes de la sensibilité de la rétine à la lumière. Je me suis proposé d'entreprendre leur étude chez les Téléostéens, groupe assez délaissé à cet égard, comparativement aux autres classes de Vertébrés.

I

Les variations des réactions chimiques de la rétine.

L'acidité de la rétine sous l'action de la lumière paraît être un phénomène d'ordre général. Le degré de l'acidité est d'autant plus fort que la lumière qui agit est plus intense et que son action est plus prolongée.

Cette acidité paraît être un effet de la décomposition que la lumière provoque dans le tissu. Ce seraient les produits de cette décomposition qui détermineraient l'excitation des cellules visuelles. C'est ainsi que DITTLER (70 *bis*) pense que les substances chimiques acides que l'action de la lumière détermine, provoquent la contraction des cônes.

DITTLER (70 *bis*) et LODATO (163 *bis*) ont étudié les variations des réactions de la rétine chez la Grenouille, en prenant comme réactif la phénolphtaléine : la rétine à l'état de repos est alcaline, la rétine, à l'état de fatigue causée par l'action de la lumière, est acide.

D'après les travaux récents de LANGE et SIMON (156 *bis*) il y aurait formation d'acide phosphorique anorganique, comme il est possible d'en observer dans le tissu musculaire, après un travail plus ou moins prolongé.

Les constatations de DITTLER et LODATO sur les rétines de Grenouille n'ont donné que des résultats approchés. La phénolphtaléine est un réactif précis mais non d'une grande sensibilité. Je me suis proposée de reprendre ces essais sur les milieux oculaires de quelques Téléostéens selon une méthode choisie parmi les plus précises de la microchimie actuelle : la détermination de l'acidité ou de l'alcalinité par la mesure de la concentration en ions hydrogène (le pH). J'ai employé la méthode colorimétrique avec les réactifs suivants : rouge de méthyle, bleu de bromo-thymol, rouge de phénol.

Voici les résultats obtenus :

α) Chez *Brama brama*, après un séjour de plusieurs heures en aquarium modérément éclairé (lumière naturelle) :

Corps vitré	pH 8,4
Cristallin	pH 6,4
Rétine	pH 7,6

β) Chez *Esox lucius*, après un séjour d'une demi-heure dans un aquarium fortement éclairé (lumière naturelle plus forte lampe électrique) :

Corps vitré	pH 8,4
Cristallin	pH 6,6
Rétine	pH 7

γ) Chez *Cyprinus carpio*.

a) après un séjour prolongé en aquarium modérément éclairé, même dispositif que dans le cas de *Brama* :

Corps vitré	pH 8,3-8,4
Cristallin	pH 6,4
Rétine	pH 7
Liquide des poches séreuses orbitaires .	pH 7,4

b) après un séjour d'une demi-heure dans un aquarium éclairé fortement (dispositif employé dans le cas du Brochet) : mêmes résultats que précédemment ;

c) après un séjour de 7 heures dans ce même aquarium fortement éclairé :

Corps vitré	pH 8,3
Cristallin	pH 6,2
Rétine	pH 6

d) après ce séjour de 7 heures à une forte lumière, l'animal est mis 30 minutes à l'obscurité :

Corps vitré	pH 8,4
Cristallin	pH 6,2
Rétine	pH 6,4

δ) Chez *Anguilla anguilla*, trois observations ont été faites : sur un animal étudié immédiatement après la sortie d'un aquarium très faiblement éclairé, sur un animal ayant séjourné 30 minutes environ dans un aquarium fortement éclairé, sur un animal ayant séjourné 2 heures dans ce même aquarium. Dans les trois cas les résultats ont été identiques :

Corps vitré	pH 8,4
Cristallin	pH 6,4
Rétine	pH 6,2

Conclusions. — Chez toutes les espèces étudiées le corps vitré est alcalin, le cristallin faiblement acide. Ces réactions ont été nettes. L'action plus ou moins prolongée de la lumière ou de l'obscurité ne les modifient pas.

La rétine s'est montrée, à l'état de repos, alcaline chez la Brème, neutre chez le Brochet et la Carpe. L'acidité s'est mani-

festée à l'état de fatigue causée par un éclairage intense. Cette acidité n'apparaît qu'après un séjour prolongé à la lumière (plus d'une demi-heure chez la Carpe). Son degré décroît avec une certaine lenteur : une demi-heure d'obscurité chez la Carpe a fait varier le pH de 6 à 6,4.

Chez l'Anguille il convient de noter que les observations ont été faites sur des individus jeunes (longueur 25 à 30 centimètres environ) et demanderaient à être reprises sur des adultes. Dans les cas étudiés la rétine s'est montrée nettement acide, soit à l'état de repos, soit à l'état de fatigue.

Ces observations montrent que, l'Anguille mise à part, les réactions chimiques de la rétine des Poissons sont semblables à celles des Vertébrés. Elles sont une preuve nouvelle et précise de la sensibilité de ces rétines à la lumière.

Quant à la production d'acide sous l'influence de la lumière (acide phosphorique anorganique selon LANGE et SIMON) est-elle due comme dans le cas des fatigues musculaires à une modification de la perméabilité des tissus, est-elle en rapport avec la destruction du pourpre ? Ce sont autant de problèmes dont la solution pourrait peut-être expliquer le cas de l'Anguille, qui s'oppose par ses réactions chimiques autant que par la structure histologique de sa rétine au cas des autres espèces étudiées.

II

Variations morphologiques des cellules visuelles et migrations du pigment.

La migration du pigment sous l'influence de la lumière est un phénomène général ; il s'observe d'une façon plus ou moins nette dans toute la série animale.

Chez les Vertébrés ce sont dans les rétines de Poissons que ces mouvements atteignent leur maximum d'amplitude. Cela, sans doute, à cause de la hauteur de l'épithélium pigmentaire des rétines de ces animaux, hauteur très supérieure à la hauteur de l'épithélium pigmentaire de la rétine de tout autre Vertébré.

Les observations faites à cet égard sur les Poissons sont dues à CHIARINI, PERGENS, KUHN, SEWALL, EXNER, JANUSCHKE, GARTEN. Elles ont porté principalement sur le *Leuciscus* et la *Brème*.

CHIARINI (32) et PERGENS (197) étudient sur le *Leuciscus* l'amplitude des mouvements du pigment en fonction de la durée de l'action de la lumière.

CHIARINI, qui donne des figures de rétines obscurées et de rétines éclairées provenant de différents exemplaires de *Leuciscus aulæ*, constate un début de migration du pigment après une minute d'exposition au soleil, mais il faut plusieurs heures d'exposition pour obtenir la descente complète sur la limitante externe. Par contre il faut quatre ou cinq minutes pour obtenir un commencement de recul sensible et une heure seulement pour le recul complet. Les observations de PERGENS, faites sur la même espèce, le conduisent à des conclusions différentes : le début du recul du pigment vers la partie la plus périphérique de la rétine est plus rapide que sa descente sur la limitante externe. Le recul complet a lieu en vingt minutes.

Cependant ces deux auteurs s'accordent pour attribuer à l'action de la lumière un autre effet que la migration du pigment. Ils observent en plus une variation de la couleur du pigment et une diminution de sa quantité. Ils admettent une décomposition par la lumière des éléments pigmentaires.

Concurremment avec la descente du pigment sur la limitante externe, il se produit un raccourcissement marqué de la hauteur du segment externe et du myoïde des cônes. Par contre la migration du pigment, à la périphérie de la rétine, concorde avec un allongement très net de ce segment myoïde. Peut-être même y aurait-il déplacement du noyau des cellules à cônes qui, normalement situés au-dessous de la limitante externe viendraient se mettre temporairement au-dessus de cette membrane.

La guanine étant très répandue dans les rétines de Poissons, il pouvait être intéressant de savoir si, comme le pigment auquel elle se surajoute, elle peut, sous l'influence de la lumière, effectuer de semblables migrations.

Chez la Brème, KUHNE et SEWALL (146), à qui l'on doit les premiers travaux étendus sur la guanine des membranes oculaires, ne constatent aucune migration de cette substance.

Cependant, plus tard, EXNER et JANUSCHKE (79-80-81) chez la même espèce, remarquent que, dans les régions de la rétine pourvues de tapis, il y a déplacement simultané et dans le même

sens du pigment et de la guanine. GARTEN (90) confirme cette conclusion en faisant observer que les migrations de la guanine sont difficiles à suivre parce que cette dernière est presque totalement masquée par le pigment mélanique. Cependant, dans la rétine obscurité, le déplacement du pigment se fait d'une manière plus rapide et plus complète que le déplacement de la guanine. Il s'en suit qu'une partie de cette dernière reste à découvert au niveau de la demi-hauteur de l'épithélium pigmentaire.

Recherches personnelles.

Ces recherches ont pour but de compléter les observations des précédents auteurs, quant à la migration du pigment et surtout quant aux variations morphologiques subies par les cellules visuelles.

Deux séries de faits seront décrites, les uns observés sur des individus soumis à des variations d'éclairage de durée et d'intensité voulues et connues. Ce sont donc, en quelque sorte, des observations de biologie expérimentale analysées à l'aide des méthodes histologiques, elles ont porté sur la Bouvière, la Truite, et l'Hippocampe. Les autres observations ont porté sur des rétines prélevées immédiatement après la pêche des individus dans le milieu où ils vivent normalement, afin de voir si, dans la nature, dans les conditions habituelles de leur existence il n'y a pas chez ces individus une adaptation semblable à celle que réalisent les Poissons lorsqu'ils sont placés dans un milieu absolument différent, quant à l'intensité de la lumière qu'ils ont coutume de recevoir.

α) *Cas de la Bouvière.* — Deux Bouvières sont placées pendant vingt-quatre heures, l'une à l'obscurité complète, l'autre dans un aquarium éclairé par la lumière solaire et une forte lampe électrique, pendant le jour, et par la même lampe électrique pendant la nuit. Au bout de ce temps, les deux animaux sont sacrifiés et leur rétine fixée; la série de ces opérations est faite dans une chambre noire éclairée par une lumière rouge peu intense pour l'individu soumis à 24 heures d'obscurité, quant au deuxième, il est traité à la lumière dont il a subi l'influence.

Sur des coupes il est aisé de reconnaître la rétine obscurée à l'allongement du segment myoïde des cônes et à la localisation du pigment rétinien à la partie la plus périphérique de la rétine.

La rétine éclairée se distingue par le raccourcissement du segment myoïde de ses cellules à cônes et le tassement du pigment au niveau du segment externe de ces mêmes cellules visuelles. Le pigment, dans cette rétine, paraît moins abondant

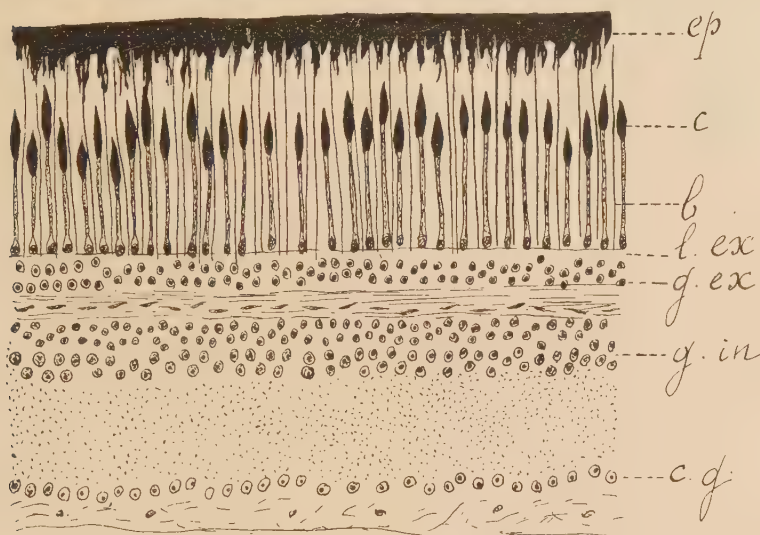


Fig. 53. — Rétine de Bouvière, obscurée pendant 24 heures.

b. = bâtonnet; *c.* = cône; *cg.* = cellule ganglionnaire; *ep.* = épithélium pigmentaire; *g. ex.* = grains externes; *g. in.* = grains internes; *l. ex.* = limitante externe; *pl. ex.* = couche plexiforme externe; *pl. in.* = couche plexiforme interne. $\times 400$.

que dans la rétine obscurée. Sa descente vers la limitante externe est si complète que le noyau des cellules pigmentaires localisé, comme cela est la règle chez les Poissons, à la partie la plus périphérique de la rétine, devient visible sur les coupes sans dépigmentation préalable (voir fig. 53, 54, 55).

La migration du pigment et les variations morphologiques des cellules à cônes sont particulièrement sensibles dans les parties de la rétine voisines de l'axe optique. Plus on se rapproche de l'*ora serrata*, moins la rétine paraît réagir à l'action de la lumière ou de l'obscurité.

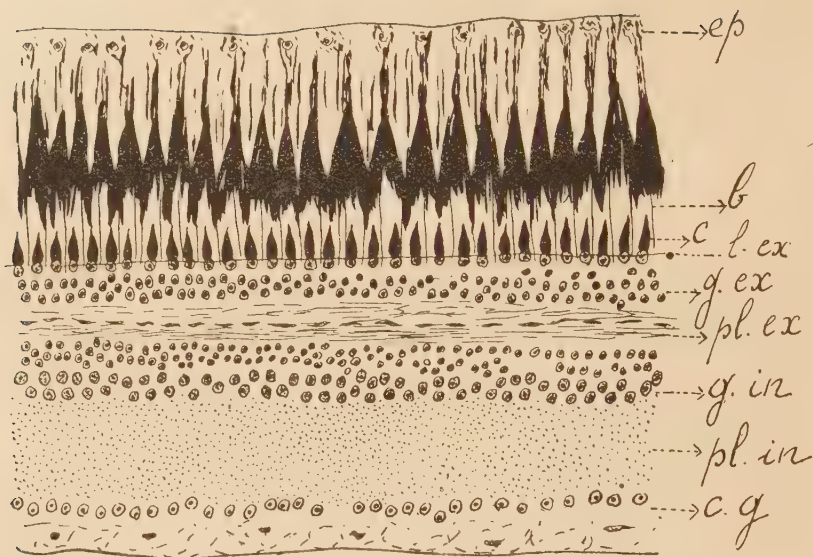


Fig. 54. — Rétine de Bouvière, éclairée pendant 24 heures.
(Mêmes indications que pour la figure précédente. $\times 400$).

La pauvreté en guanine de la rétine de la Bouvière ne permet pas d'observer ses mouvements.

Dé plus, les cellules à bâtonnets ne paraissent subir aucune modification sensible dans leur forme et dans leurs dimen-

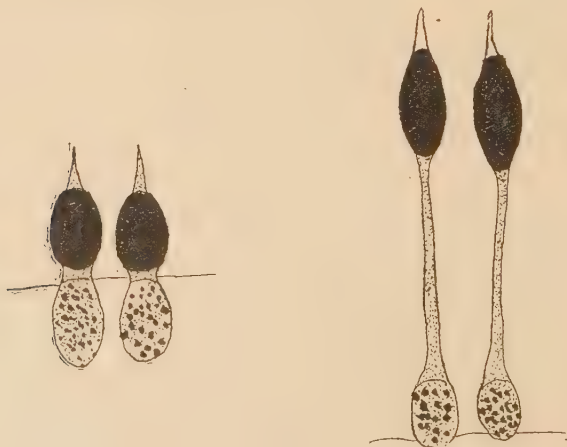


Fig. 55. — Cellules à cônes de la rétine de la Bouvière.
(A droite, rétine éclairée; à gauche, rétine obscurée. $\times 1200$).

sions, seules les cellules à cône subissent des variations importantes : la hauteur d'un cône est de $8\ \mu$ sur la cellule obscurée, elle est de $16\ \mu$ sur la rétine éclairée. Ce sont surtout les parties correspondant au segment myoïde qui sont capables du maximum d'allongement. Le noyau est capable également d'effectuer des migrations, mais seulement de faible amplitude. Ces migrations sont sensibles grâce à la présence de la limitante externe dont la position reste fixe et qui sert ainsi de point de repère. Dans la rétine obscurée, le noyau est placé au-dessous de la limitante externe, dans la rétine éclairée, il s'observe très généralement au niveau de la limitante et parfois même au-dessus de celle-ci (voir fig. 55).

β) *Cas de la Truite*. — Une très faible variation dans l'intensité lumineuse est capable, à condition que son action soit de longue durée, de produire des variations morphologiques de la rétine analogues à celles que produit un éclairage intense, comme nous l'avons décrit dans le cas de la Bouvière.

Une Truite, provenant de l'aquarium du Trocadéro, de Paris, dans lequel les conditions d'éclairage se rapprochent de près des conditions réalisées dans un cours d'eau à Truites, a été transportée dans un des bassins de l'aquarium du Muséum où elle ne pouvait recevoir qu'une lumière naturelle assez atténuée. Au bout d'un séjour de 48 heures environ dans cet aquarium éclairé par un demi-jour, la Truite a été sacrifiée. Sa rétine a montré des dispositions très différentes de celles qu'offre une rétine de Truite tuée immédiatement après sa pêche en rivière (voir fig. 56). Le pigment se trouve localisé tout à fait à la périphérie de la rétine. Les cônes montrent un segment myoïde très long. Leur noyau est au-dessus de la limitante externe.

Cet exemple montre qu'une variation assez faible, mais cependant prolongée, de l'éclairage de la rétine suffit pour y déterminer des modifications semblables à celles qu'entraîne l'action rapide d'une obscurité complète. De plus, ce phénomène d'adaptation nous paraît durable, il ne paraît cesser qu'avec la cause qui le détermine.

γ) *Cas d'Hippocampus brevirostris*. — Il est très généralement admis que les *foveæ* des Vertébrés supérieurs ne réagissent par aucune modification morphologique aux variations d'intensité lumineuse.

J'ai exposé pendant 24 heures un Hippocampe à une forte lumière, éclairage naturel pendant le jour, forte lampe électrique pendant la nuit. Pendant le même temps, un autre Hippocampe a été placé à l'obscurité complète.

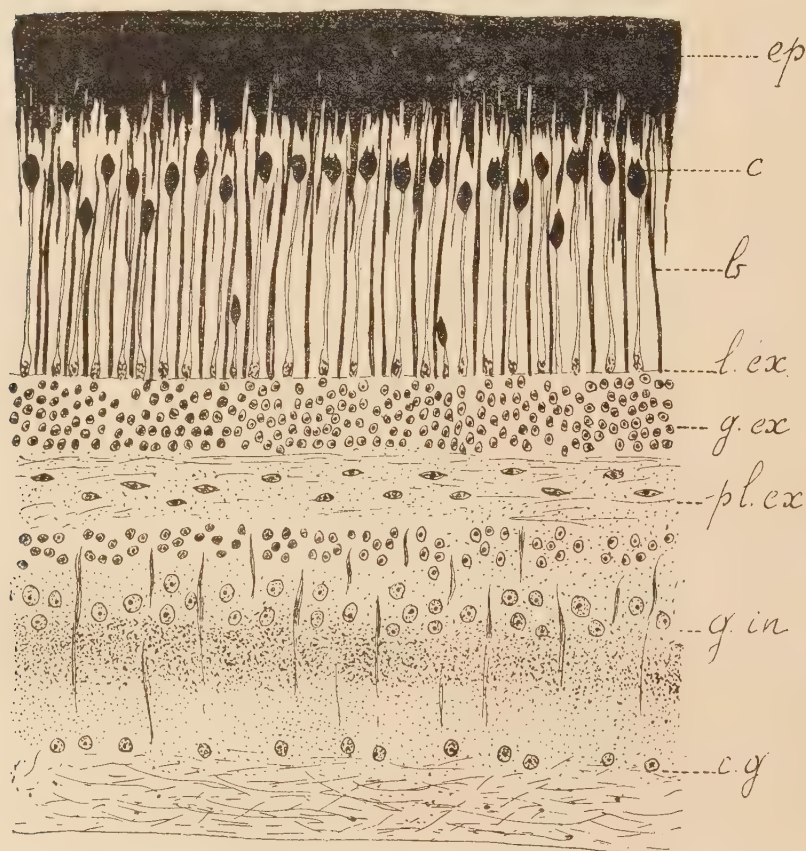


Fig. 56. — Rétine de la Truite après un séjour prolongé dans un aquarium à demi éclairé.

b. = bâtonnets; *c.* = cônes; *c. g.* = cellules ganglionnaires; *é. p.* épithélium pigmentaire; *g. ex.* = grains externes; *g. in.* = grains internes; *l. ex.* = limitante; *pl. ex.* = couche plexiforme externe; *pl. in.* = couche plexiforme interne: $\times$ 400.

Sur des coupes, la rétine, au niveau de la dépression fovéale, présente des variations morphologiques rappelant celles déjà

observées chez la Bouvière : migration du pigment, allongement des cônes.

Toutefois, ici, ces variations sont moins accusées.

Elles sont assez nettes cependant pour être considérées comme un argument nouveau en faveur de la structure primitive de la *fovea* de l'Hippocampe et des Poissons en général, puisque ce sont les *foveæ* des Lophobranches, qui, de toutes les *foveæ* observées chez les Poissons, sont les mieux constituées.

III

Le pourpre rétinien.

Il a été observé, macroscopiquement, sur *Abramis brama* et *Leuciscus rutilus*.

1° *Observation sur l'œil vivant, à l'aide de l'ophthalmoscope.*

— Sur un animal retiré d'un aquarium modérément éclairé le fond de l'œil se montre blanc rosé.

Après un quart d'heure d'obscurité il devient, dans les deux cas rose violacé. Cette teinte est plus accentuée chez *Abramis brama*.

2° *Etude de la rétine.* — Les animaux sont mis trois quarts d'heure à l'obscurité. Au bout de ce temps un œil est retiré de l'orbite, sa rétine étalée sur une lame de verre est observée à la lumière électrique. L'autre œil, laissé en place dans l'orbite, est exposé à la lumière naturelle.

La rétine étudiée immédiatement après l'action de l'obscurité montre une teinte rouge violacée, particulièrement accentuée chez la Brème.

La rétine des yeux remis en lumière naturelle reprend au bout d'un quart d'heure sa teinte normale dans le cas de *Leuciscus rutilus*, tandis qu'il faut environ une demi-heure pour arriver à ce même résultat chez *Abramis brama*.

Ainsi l'abondance du pourpre rétinien est assez différente chez ces deux espèces dont la morphologie et la répartition des cellules visuelles sont cependant semblables.

CHAPITRE VI

LES FACTEURS DE L'ACUITÉ VISUELLE

L'acuité visuelle ou pouvoir de séparation des formes me paraît dépendre principalement de deux facteurs : d'abord, de la grandeur des images qui se forment sur la rétine et ensuite de la richesse en éléments sensibles, récepteurs et conducteurs de cette même rétine.

L'étude de l'acuité visuelle est une question complexe, à peine abordée en ce qui concerne les Poissons, pour lesquels, seul, le Docteur ROCHON-DUVIGNEAUD a fourni des données précises mais peu étendues, pour le cas de *Salvelinus fontinalis* auquel il reconnaît une vision développée du mouvement et une certaine faculté de distinction des formes.

SCHAFER (222) avait précédemment entrepris une étude soignée de l'acuité visuelle dans la série animale ; il tient compte de deux facteurs, d'abord de la grandeur des éléments sensibles de la rétine et ensuite, de la grandeur de l'image d'un objet placé à une certaine distance.

Pour connaître le diamètre d'un élément rétinien, il compte le nombre de ces éléments sur une surface de rétine de 23μ de côté. Si n = nombre des éléments, s = la surface d'un élément et d le diamètre de ce même élément on a :

$$23^2 : n = s$$

et

$$\sqrt{s} = d.$$

Il considère enfin que l'acuité visuelle peut être exprimée par le rapport de la grandeur d'une image vue à une distance déterminée au diamètre de l'élément visuel.

Ses études sur les Poissons ont porté sur la Carpe, la Lucio-perche, le Saumon. Voici le tableau qui résume ses résultats.

Noms des espèces	n Nombre des éléments en 23 à 2	d Diamètre d'un élément en μ	i Grandeur des images en μ , objet de 1 cm. placé à 1 m.	Acuité = $\frac{i}{d}$
Carpe	27	4,42	12	2,7
Lucioperche	9	7,5	28	3,6
Saumon	16	5,75	23	4,1

Ces nombres doivent être acceptés avec une certaine réserve ; ultérieurement PÜTTER en a donné, pour les mêmes cas, d'assez différents (203).

Cette méthode néglige une des conditions importantes du mécanisme de la vision, celle de la conduction des sensations aux centres nerveux. Elle serait acceptable si la conduction individuelle des cellules à cônes et des cellules à bâtonnets était réalisée, or plusieurs cellules visuelles, sauf dans le cas des *foveæ* des Vertébrés supérieurs correspondent à une seule cellule ganglionnaire et par suite à une seule fibre nerveuse et comme le fait remarquer LANDOLT (152) il y a de grandes différences entre le rapport du nombre des cellules ganglionnaires et du nombre des cellules visuelles non seulement d'une espèce à une autre, mais encore dans les diverses parties d'une même rétine. C'est pourquoi la méthode de SHAFER me paraît très défectueuse.

Elle a été perfectionnée par PÜTTER qui remplace dans l'évaluation de l'acuité visuelle le nombre des éléments terminaux, cônes et bâtonnets, par le nombre de cellules ganglionnaires comptées sur une surface déterminée qu'il appelle cercle d'innervation.

Les Téléostéens n'ont fait à cet égard l'objet d'aucune mesure. Chez quelques-uns d'entre eux je me suis proposée d'évaluer le nombre des cellules visuelles et le nombre correspondant des cellules ganglionnaires sur une portion de rétine déterminée.

Ce procédé rappelle celui de PÜTTER, mais il présente en plus l'avantage de faire connaître la répartition de ces éléments dans les diverses régions de la rétine.

Les éléments ont été comptés dans chaque cas dans des

régions identiques de la rétine, sur un segment compris entre le nerf optique et l'*ora serrata*, à la partie supérieure du globe oculaire. Le dénombrement a été fait sur des coupes, sur une portion de rétine longue de 200 μ , en points distants les uns des autres de 1 millimètre.

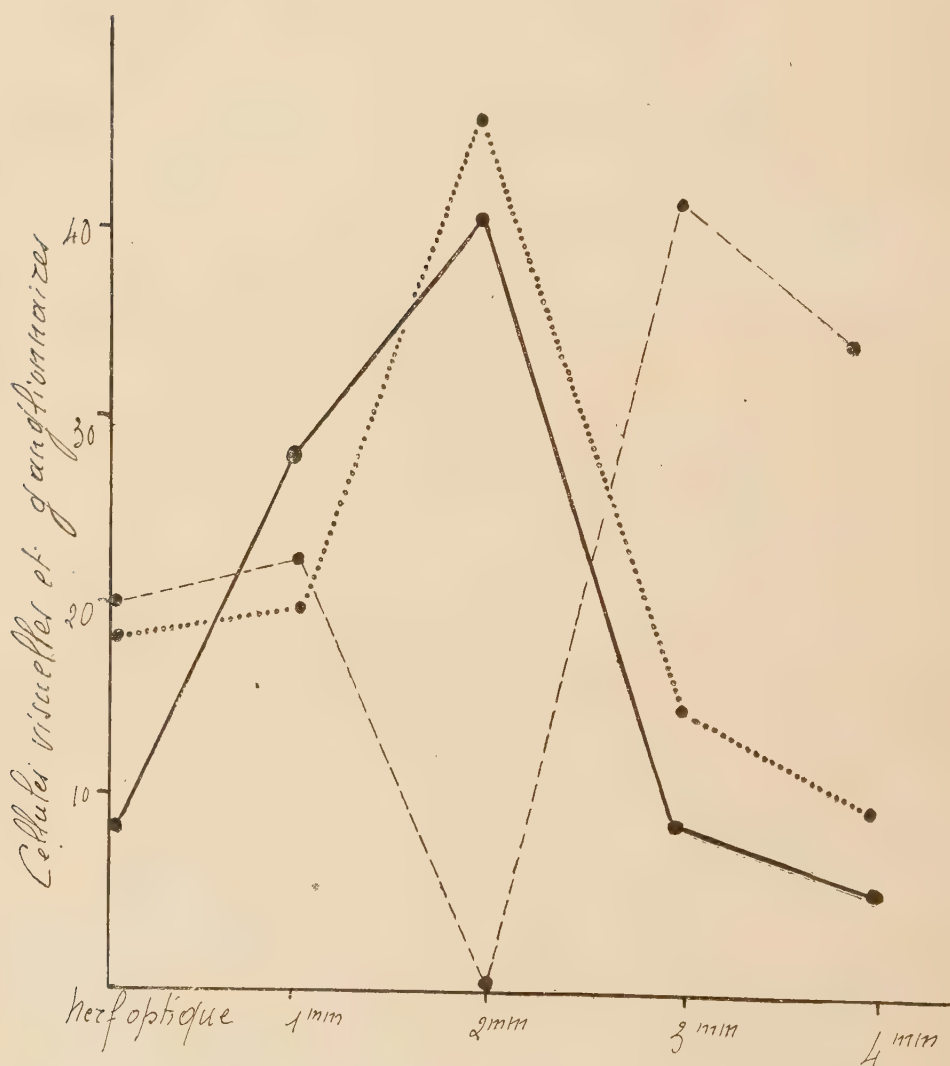


Fig. 57. — Répartition des cellules visuelles, et des cellules ganglionnaires chez *Blennius ocellaris* à 2 mm. du nerf optique est situé la fovea à 4 mm. l'*ora serrata*.

(Même légende que pour la figure 58).

La lecture des courbes ainsi établies permet non seulement d'obtenir des renseignements comparatifs sur les variations de l'un des plus importants facteurs de l'acuité visuelle, mais encore des documents sur les variations de la sensibilité chromatique et les variations de la sensibilité à la lumière, puisqu'elle fait connaître la répartition des cônes et des bâtonnets qui sont les organes de ces diverses fonctions.

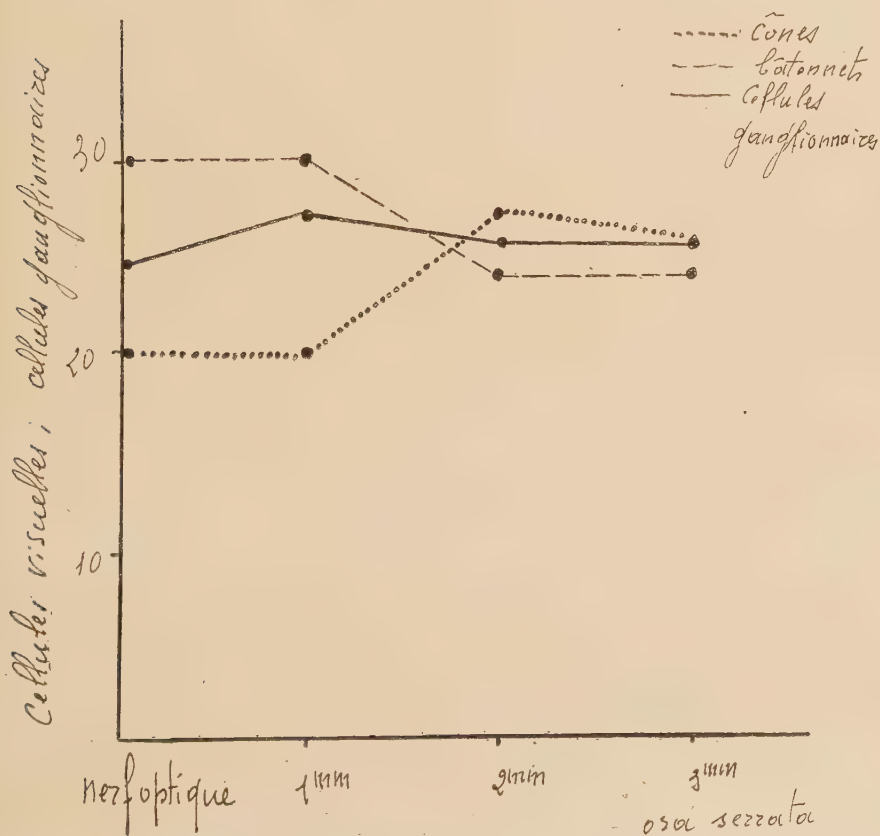


Fig. 58. — Répartition des cônes, des bâtonnets et des cellules ganglionnaires chez *Gasterosteus aculeatus*.

a) Cas de *Blennius ocellaris*. — Il y a une faible acuité près du nerf optique : 38 cellules visuelles pour 8 cellules ganglionnaires. Cette acuité croît ensuite et atteint son maximum à 2 millimètres au-dessus du nerf optique où on peut compter

46 cônes pour 38 cellules ganglionnaires. L'acuité visuelle décroît ensuite graduellement, et se trouve atteindre son minimum près de l'*ora serrata* (voir fig. 57).

β) Cas de *Gasterosteus aculeatus*. — Ici pas de *fovea*, la répartition des cellules demeure à peu près la même dans les différentes régions de la rétine. Il y a cependant un maximum d'acuité dans la partie située à 1 millimètre au-dessus du nerf optique. C'est à cette région que correspond l'*area*.

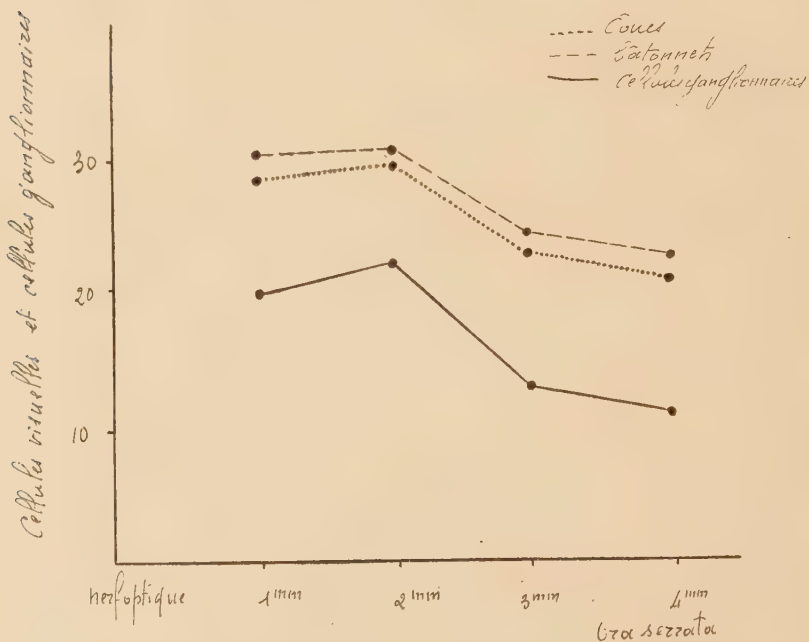


Fig. 59. — Répartition des cellules visuelles et des cellules ganglionnaires de la rétine de *Carassius auratus*.

Un fait curieux est à signaler dans la répartition des cônes : ils sont un peu plus nombreux que les bâtonnets dans la partie voisine de l'*ora serrata*, alors que dans la majorité des cas on observe le contraire (voir fig. 58).

γ) Cas de *Carassius auratus*. — Les courbes sont sensiblement de même forme dans les trois cas ; partout une légère prédominance du nombre des bâtonnets. Le maximum d'acuité visuelle correspond bien à l'*area*, située à 2 millimètres au-dessus du nerf optique (voir fig. 59).

6) Cas de *Ameiurus nebulosus*. — Ce cas se rapproche du précédent, mais l'*area* se trouve plus près du nerf optique, à 1 millimètre seulement. Enfin, dans tous les cas, l'acuité visuelle est inférieure à celle des individus précédemment étudiés. C'est ici que le nombre des cellules ganglionnaires est le plus faible.

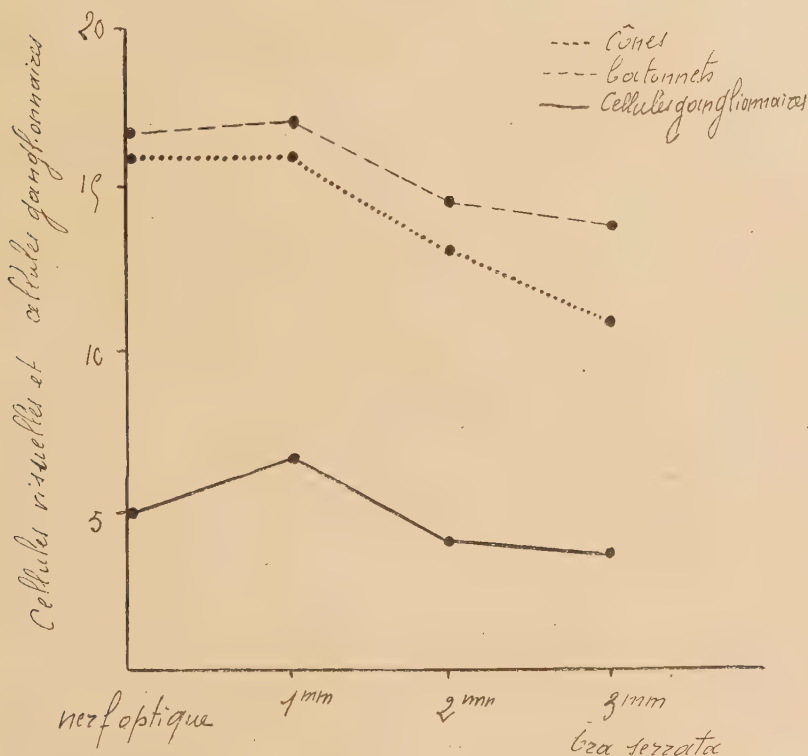


Fig. 60. — Répartition des cellules visuelles et des cellules ganglionnaires de la rétine d'*Ameiurus nebulosus*.

Les courbes dressées d'après l'observation de la rétine de *Blennius ocellaris* seraient de même forme s'il s'agissait de n'importe laquelle des autres espèces munies de *fovea*.

Elles montrent que, dans le cas de ces dernières, l'acuité visuelle atteint son maximum en un point déterminé et de peu d'étendue, alors que tout autour de ce point elle diminue d'une manière sensible.

Dans le cas des espèces sans *fovea*, l'acuité devient un peu

meilleure au niveau de l'*area*, mais elle conserve une valeur peu différente dans les régions périphériques de la rétine, qui se trouvent alors plus favorisées à cet égard que dans le cas des yeux à *fovea*.

J'ai indiqué, au début de ce chapitre, qu'un autre facteur de l'acuité visuelle était la profondeur de l'œil, en fonction de laquelle varie la grandeur des images formées sur la rétine. Ce chiffre est difficile à connaître, dans l'œil vivant et normal, cette profondeur ne pouvant être mesurée que sur un œil retiré de l'orbite; il s'ensuit que l'on ne peut obtenir qu'une valeur approchée puisqu'on ne tient alors aucun compte des jeux de l'accommodation qui, d'une manière continue, font varier la distance entre le cristallin et la rétine.

Toutefois, à titre d'indication je puis donner la profondeur de l'œil des individus qui ont servi à établir les courbes décrites plus haut. Dans tous les cas les chiffres donnés expriment la distance du centre du cristallin à la rétine dans une région du globe oculaire voisine de l'axe optique.

Cette distance est de 6 millimètres chez *Blennius ocellaris*, 3 mm. 5 chez *Gasterosteus aculeatus*, 7 millimètres chez *Carassius auratus*, 2 mm. 8 chez *Ameiurus nebulosus*.

TROISIÈME PARTIE

ÉTUDE BIOLOGIQUE

Cette dernière partie est consacrée à l'étude des relations entre le comportement et l'habitat des Poissons et leurs aptitudes visuelles.

Les conclusions des précédents chapitres seront rapprochées d'observations faites sur les Poissons vivants, soit dans leurs milieux habituels, soit en aquarium et seront également rapprochées des conclusions des travaux de biologie expérimentale sur les fonctions sensorielles de ces mêmes animaux, de manière à élargir le champ de nos connaissances sur l'adaptation et la signification de certaines parties des organes visuels.

Je commencerai donc par un exposé bibliographique aussi complet que possible des travaux de Biologie expérimentale sur les fonctions visuelles des Poissons. Cet exposé est complété par des observations personnelles sur l'habitat et le comportement des espèces à cônes et des espèces à bâtonnets, sur l'acuité visuelle des Poissons chasseurs et des Poissons aux déplacements restreints, sur les Poissons nocturnes et cavernicoles, les Poissons à *fovea*, les organes de protection de l'œil chez les espèces qui rampent.

I

Recherches de biologie expérimentale. Bibliographie.

Les travaux de Biologie expérimentale sur les fonctions visuelles des Téléostéens ont été faits selon deux méthodes générales : celle des fonds colorés, et celle des objets colorés.

La sensibilité lumineuse différentielle, le sens chromatique, la vision des formes et du mouvement ont été étudiées ; mais, alors que les réactions visuelles ont fait l'objet d'observations nombreuses et souvent fort anciennes dans certains groupes

tels que les Insectes, les Batraciens, les Oiseaux, il n'en est pas de même en ce qui concerne les Poissons. A côté des travaux particulièrement documentés et étendus de HESS, de Mlle GOLDSMITH et plus récemment de MAURICE CHARVOZ, je ne saurais rappeler que de courtes études souvent assez opposées dans leurs conclusions.

La sensibilité lumineuse dans la série animale est pour la première fois étudiée avec précision par HESS (118). Chez les Poissons, ses expériences portent sur *Atherina hepsetus*, espèce de la famille des Mugilidés. Quelques Athérines sont placées dans un bassin rectangulaire dont un des côtés est éclairé par une lampe fixe, placée à 100 centimètres de distance, le côté opposé est éclairé par une lampe de même pouvoir lumineux, mais mobile. Lorsque cette deuxième lampe est placée à 90 centimètres du bord du bassin on voit les Athérines venir se rassembler de son côté. Il existe donc chez cette espèce une sensibilité lumineuse différentielle qu'OVIO (192) considère, d'après les chiffres donnés par HESS, comme vingt fois environ inférieure à celle de l'homme.

La sensibilité aux couleurs a donné lieu à un nombre d'observations bien plus grand. Il faut remarquer toutefois qu'il est difficile de séparer le sens chromatique et le sens lumineux, les couleurs ne pouvant être distinguées que par leur différence de réfrangibilité. Souvent l'étude du sens chromatique se complète de données sur la sensibilité lumineuse.

C'est ce qui ressort du mémoire de VITUS GRABER (97) qui, le premier, conclut chez *Gasterosteus spinachia*, *Syngnathus acus*, *Cobitis barbatula*, *Alburnus spectabilis* à l'existence de la faculté de distinguer les couleurs. Il observe une certaine préférence pour les rayons les moins réfrangibles et pour les régions les moins éclairées. Le rouge détermine une attirance plus marquée que le bleu. ZOLOTNITZKI (254) nourrit pendant un temps prolongé des Macropodes avec des larves de Chironomes d'abord, ensuite avec du pain blanc. Il leur présente après des fragments de laine rouge et blanche. Les Macropodes se précipitent sur les morceaux de laine avec la même rapidité que s'il s'agissait de larves ou de pain. Ce comportement entraîne ZOLOTNITZKI à prouver l'existence d'une association entre le choix de la nourriture et la discrimination des couleurs.

WASHBURN et BENTLEY (252) offrent à *Demotilus atromaculatus* des fragments de nourriture à l'extrémité d'une pince colorée. Au bout de quelques essais, les Poissons reconnaissent la pince même non chargée et la distinguent de pinces colorées de teintes différentes.

La méthode des appâts colorés a été reprise et perfectionnée par HESS (118). Des fils rouges, jaunes et blancs sont posés au fond de l'aquarium : seuls, les fils rouges attirent les Poissons. Mais des fils de couleurs sombres (vert foncé, brun) les attirent également ; de plus les Poissons se dirigent indistinctement vers des fils de toutes couleurs foncées, placés sur un écran blanc lorsque, cet écran est déplacé. Enfin, des fils gris, sur fond rouge, et des fils bleus, sur fond jaune, ne sont pas vus par les Poissons.

Vers la même époque HESS fait de nouvelles observations par une méthode toute différente : Des Athérines et des Squales placés dans un bassin éclairé en partie par une lumière bleue, en partie par une lumière rouge, se répartissent dans le bassin suivant le degré d'éclairement, préférant le maximum de lumière indépendamment de la couleur. Dans un bassin éclairé par les diverses lumières du spectre, ils sont particulièrement nombreux dans les régions verte et jaune verte. Le rouge ne les attire pas, ils ne savent y retrouver leur nourriture.

Plus récemment, HESS décrit un certain nombre d'appareils imaginés par lui afin d'apprécier la sensibilité chromatique dans la série animale. C'est ainsi qu'il a construit un tube lumineux simple, un tube différentiel double, un tube photométrique.

Le tube lumineux simple a été employé dans le cas des Poissons. Le dispositif (fig. 61) comprend un bassin dans lequel est placé le Poisson. Les parois latérales sont seules transparentes. Sur l'une de ces parois on applique un écran pourvu en son centre d'un orifice rappelant par sa forme une larve de Chironome. Devant ce carton est une lampe dont la couleur de la flamme est modifiée par l'interposition entre la lampe et l'écran de diverses lames de verre coloré. Un deuxième écran blanc est placé en arrière du premier et il est éclairé par une autre lampe. Ainsi, suivant l'action des verres colorés la figure

de la larve, vue de l'intérieur du bassin, peut apparaître sous diverses couleurs et, suivant l'inclinaison du deuxième écran blanc elle se détache en clair sur fond sombre, ou en sombre sur fond clair.

De ces diverses expériences HESS conclut à une cécité totale des Poissons pour les couleurs et à une certaine sensibilité aux variations d'éclairement.

POUR BRAUER, d'après ses expériences sur *Atherina hepsetus*, *Charax puntazzo*, *Box salpa*, les variations d'intensité lumineuse ne sont pas perçues avec la même sensibilité. Par contre la lumière rouge provoque un mouvement de fuite.

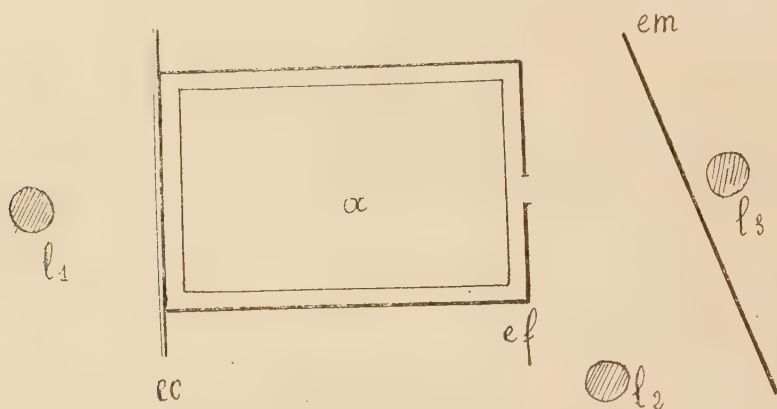


Fig. 61. — Schéma du tube lumineux simple construit par Hess pour l'étude du sens chromatique des Poissons.

a. = aquarium ; *é. c.* = écran coloré ; *é. f.* = écran fixe ; *é. m.* = écran mobile ; *l1*, *l2*, *l3* = sources lumineuses.

La cécité totale des Poissons pour les couleurs n'est pas admise par FRISCH (87 bis). Pour cet auteur les variations de couleurs qu'offrent certains Poissons selon la couleur du milieu où ils se trouvent sont une preuve de leur sensibilité chromatique. Hess avait précédemment fait des observations analogues, mais les conclusions qu'il en avait tirées n'avaient fait que confirmer ses expériences pratiquées selon les méthodes que j'ai indiquées plus haut.

FRISCH remarque que *Phoxinus phoxinus* s'adapte à l'aide de ses chromatophores à l'éclairement et à la coloration du milieu où il vit. Ce pouvoir d'adaptation disparaît chez l'animal

devenu aveugle. Il est rapide quand il s'agit du degré d'éclairement, et plus long quand il s'agit de changements de couleur. Par la méthode des fonds colorés FRISCH établit la discrimination entre deux groupes de couleur : le rouge et le bleu d'une part, le vert et le jaune d'autre part. Dans les deux cas, les réactions pour les deux couleurs mentionnées sont les mêmes. Mais, comme le fait très justement remarquer Mlle GOLDSMITH, la « question reste ouverte de savoir si c'est vraiment la discrimination qui se borne à ces deux groupes et les Poissons seraient alors des daltoniens partiels, des dichromates, ou si c'est la faculté de réagir des chromatophores qui est limitée ».

Mlle GOLDSMITH (95), dans ses recherches sur les réactions physiologiques et psychiques des Poissons, établit d'une manière nette l'existence de la perception des couleurs. Dans la première partie de son travail, celle consacrée à l'étude de la mémoire, cette existence est démontrée par l'étude de l'association qui peut s'établir chez eux entre un objet coloré et une sensation agréable ou désagréable.

Ses recherches ont porté sur *Gobius minutus*, *Pleuronectes platessa*, *Rhombus maximus*, *Gasterosteus aculeatus*, *Syngnatus acus*, *Lepadogaster bimaculatus*.

De l'étude de la mémoire de la place, faite à l'aide de *Gobius minutus* elle conclut que, seul, l'éclairage permet de reconnaître l'emplacement d'un objet et le chemin à suivre pour l'atteindre. De plus des changements dans la distribution de l'ombre et de la lumière suffisent pour troubler le poisson dans ses recherches. Des expériences du même genre sur des Epinoches permettent de formuler des conclusions identiques.

L'étude de la discrimination et de la mémoire des couleurs a été faite par la méthode des pinces diversément colorées de forme et de taille identiques plongées dans l'eau soit avec une proie, soit vides, ou encore par la méthode des tubes en verre coloré contenant une proie.

Chez *Gobius minutus* une association s'établit entre la perception de la nourriture et une couleur, notamment la couleur rouge ; de plus, cette espèce peut apprendre à connaître les couleurs vertes, rouges, bleues, jaunes. Les Plies possèdent la même faculté.

Pour l'étude de la forme, Mlle GOLDSMITH se sert de lamelles de verre ou de fer blanc, de forme différente, mais de même couleur. De séries d'expériences sur les *Gobius* et les *Epinoches* elle conclut à la faculté de reconnaître la forme des objets. Les résultats obtenus avec les *Epinoches* sont plus nombreux et plus précis : les *Epinoches* distinguent une extrémité pointue d'une extrémité arrondie. De plus, elles reconnaissent un objet terminé par une pointe unique ou par une pointe double.

D'autres expériences sont faites sur la perception des couleurs et des formes ; on peut en déduire que « les objets environnants sont caractérisés pour les Poissons, en plus de leur emplacement, par leur couleur et par leur forme, les deux paraissent être saisis avec la même facilité, mais l'impression produite par la forme paraît être dominante ».

Les recherches spéciales sur la sensibilité aux milieux colorés et la perception des couleurs ont porté sur *Gasterosteus aculeatus* et des exemplaires jeunes de *Lepadogaster bimaculatus* et de *Gobius minutus*. La méthode des fonds colorés a été employée avec des combinaisons nombreuses de deux couleurs. Les *Epinoches* montrent une attirance décroissante du rouge, au vert, au jaune et au bleu. Dans le même ordre, les jeunes *Lepadogaster* et les jeunes *Gobius* montrent une attirance décroissante pour le blanc, le vert, le bleu, le jaune, l'orangé et le rouge.

De toutes ses expériences Mlle GOLDSMITH conclut, comme VITUS GRABER, à une sensibilité aux milieux colorés avec une préférence pour les rayons les plus réfrangibles.

MAURICE CHARVOZ (49), au cours de ses études sur les fonctions sensorielles et psychiques des Téléostéens, observe les réactions visuelles de ces derniers par la méthode des fonds colorés, des lumières colorées et des objets colorés.

Les expériences sont faites sur l'*Epinocbe*, la Perche, le Cyprin doré, la Tanche. Les différentes espèces ne réagissent pas avec la même intensité. La plus sensible a été l'*Epinocbe* qui par la méthode des fonds colorés montre une préférence marquée pour la couleur noire, une faculté nette de distinguer la couleur rouge de la couleur noire, dont elle franchit les lignes de séparation sans aucune hésitation ; cette conclusion s'oppose à celles de Mlle GOLDSMITH.

Les réactions sont moins vives chez le Cyprin doré, qui ne montre pas les attractions par les mêmes couleurs, ce qui réfute une autre conclusion de Mlle GOLDSMITH quant à la sensibilité croissante des Poissons en général pour les couleurs allant des moins réfrangibles aux plus réfrangibles.

Les lumières colorées ont toutes une action répulsive plus ou moins accentuée. Cette répulsion est surtout marquée avec les lumières blanche et jaune, et moins accentuée avec le bleu, le violet et le vert. Mais, en plus, les réactions sont liées à l'intensité de la lumière et aux dispositions individuelles (fatigue, habitude).

De ces expériences, complétées par celles faites à l'aide d'objets colorés (fragment de papier, pincés, tubes, fausses proies en papier), CHARVOZ déduit les conclusions suivantes que je rapporte intégralement :

« Les Poissons distinguent les différentes couleurs. En général, ils fuient les rayons lumineux en proportion de leur intensité et de leur clarté. Ils présentent des différences considérables dans leurs réactions individuelles et spécifiques. Ils reconnaissent, par la vue, les objets à leur mouvement d'abord, puis à leur forme et enfin à leur couleur ».

En ce qui concerne les limites du champ visuel le même auteur signale que les Epinoches reconnaissent leur proie à 30 et même 35 centimètres de distance.

Cette observation qui permet de supposer à ces Poissons une certaine hypermétropie se rapproche d'une constatation faite antérieurement par M. le Professeur RABAUD (205) sur une Perche-soleil qui aperçoit à une distance de 80 centimètres les larves de Chironomes dont elle fait sa nourriture et reconnaît leur couleur rouge.

Récemment M. le Professeur ROULE (219), d'après le comportement de la Blennie basilic conclut chez cette espèce à l'existence d'un champ de vision binoculaire. Ayant réalisé sur cette espèce des expériences sur la visibilité des couleurs, à l'aide de plaques colorées, il observe une indifférence pour les parties bleues du spectre et une certaine sensibilité pour les parties rouge, orangé et jaune. La limite de visibilité normale lui paraît être 60 à 70 centimètres.

II

Recherches personnelles.

Ces recherches renferment l'exposé des observations que j'ai pu faire sur le comportement des espèces dont j'ai étudié la structure et la physiologie des yeux. Je les ai complétées par les travaux antérieurs faits sur des espèces dont la biologie présente des traits intéressants, et susceptible d'expliquer la conformation de leurs organes visuels : ce sont, par exemple, des observations d'explorateurs sur les habitudes nocturnes des *Clarias*, le mode de locomotion des *Periophthalmus*.

Enfin, entre les différents groupes que j'ai établis il n'existe aucune démarcation nette. Une même espèce sera parfois mentionnée dans plusieurs de ces groupes, telle l'Anguille, que l'on peut considérer comme un Poisson nocturne, un poisson de fond, et un Poisson rampant sur le sol.

Considérations sur la répartition des cônes et des bâtonnets.

Un des meilleurs exemples de Poisson — riche en cellules à cônes — est fourni par *Periophthalmus kolrheuteri*, gobiionidés des régions tropicales. On le rencontre dans des eaux de faible profondeur, parfois en des lieux simplement humides. La conformation de ses nageoires pectorales, presque rigides, lui permet de se dresser en s'appuyant sur elles ; de plus le mouvement d'arrière en avant de ses nageoires lui permet de progresser sur le sol, à la manière d'un animal terrestre muni de pattes comme, très récemment, l'a décrit M. ROULE (219). Il use de ce moyen de locomotion dans la poursuite de proies terrestres dont il fait une partie de sa nourriture. Lorsqu'il est dans l'eau il chasse le plus souvent la tête au-dessus du niveau de cette eau. La chasse a toujours lieu le jour. Le Périophthalme est donc parmi les espèces dont les yeux sont le plus exposés à la lumière et à une lumière qui dépasse en intensité celle que l'on peut percevoir dans l'eau, même à une faible profondeur. Or KARSTEN a trouvé dans la rétine du Périophthalme une prédominance marquée des cônes sur les bâtonnets ; si les cônes sont bien les organes de la vision diurne il y

a là une adaptation nette qui devient plus curieuse encore en ce qui concerne les processus de l'accommodation chez ce Poisson. A l'air, selon les mesures de HESS, sa réfraction statique serait l'emmétropie et l'accommodation lui permettrait, alors, de voir au loin, de suivre sa proie à une certaine distance.

Le Poisson étant considéré dans l'eau comme myope son accommodation se ferait d'une manière différente, positive dans l'air (comme dans le cas de la plupart des Vertébrés terrestres), elle deviendrait négative sous l'eau.

Cette manière d'expliquer l'accommodation chez le Périophthalme demande de nouvelles vérifications : les recherches récentes de KARSTEN tendent à prouver que l'accommodation se ferait sous l'eau et hors de l'eau de la même manière, il y aurait tension pour la vision des objets éloignés, relâchement pour la vision des objets rapprochés. Aux arguments de KARSTEN, je crois pouvoir en ajouter un autre, la majorité des Poissons étant normalement hypermétrope et non myope, sous l'eau, ainsi que je l'ai démontré dans l'étude de la réfraction, il me paraît que le Périophthalme, par la forme de son cristallin rentre dans le cas général. Mais cela n'est qu'une hypothèse, des mesures de réfraction dans l'air et dans l'eau demandent à être faites à nouveau sur des exemplaires vivants.

Quel que soit cependant le mécanisme de son accommodation le Périophthalme entre bien, de par la richesse en cônes de sa rétine, dans le cas général des Poissons d'eau claire et peu profonde.

La même disposition se retrouve chez les Salmonides où je l'ai constatée chez *Salmo fario*, *Salvelinus fontinalis*, *Esox lucius*, chez un certain nombre de Cyprins : *Abramis brama*, *Scardinius erythrophthalmus*, *Carassius auratus* et même encore *Cyprinus carpio*. J'ai indiqué, dans l'étude anatomique des yeux de ces espèces, une alternance à peu près régulière d'un cône et d'un bâtonnet, au fond de l'œil, et, dans les parties périphériques d'un cône et de deux bâtonnets. Ainsi le nombre total des bâtonnets se trouve à peine supérieur au nombre des cônes.

Un nombre de bâtonnets un peu plus grand s'observe chez *Tinca tinca* qui recherche les fonds vaseux ou sableux et assez obscurs.

Dans ces différents cas les cônes doubles sont nombreux et les bâtonnets appartiennent au type cylindrique.

Le groupement des bâtonnets en faisceaux, et l'alternance d'un faisceau et d'un cône s'observe dans la rétine des espèces des prairies de Zostères et des espèces immobiles sur les fonds sableux : chez *Blennius*, *Serranus*, *Scorpæna* et les *Pleuronectes*.

Ici le nombre des bâtonnets est de beaucoup supérieur au nombre des cônes, il est quatre à cinq fois plus grand.

Ces différentes espèces vivent dans des lieux plus sombres que les précédents. La structure de leur rétine confirme donc l'hypothèse que les bâtonnets seraient les organes de la vision en lumière diffuse et par suite les organes caractéristiques des rétines d'animaux crépusculaires ou nocturnes.

Cette règle ne me paraît pas générale : Il existe dans les eaux douces de nos pays un représentant assez commun de la famille des Siluridés : *Ameiurus nebulosus* que l'on rencontre normalement au fond des eaux, la tête plus ou moins enfouie dans le sable ou la vase. En aquarium où il s'acclimata facilement il recherche les coins obscurs. Un éclairage subit et suffisamment intense du bassin provoque un mouvement de fuite plus rapide que le mouvement des autres espèces (Carpes, Perches) placées dans le même bassin. Si l'aquarium est éclairé avec la même intensité dans tous ses points l'*Ameiurus* se cache dans l'ombre projetée par les autres Poissons.

Or l'étude anatomique de sa rétine montre une alternance très régulière des cônes et des bâtonnets qui se répartissent ainsi en nombres à peu près égaux. Les bâtonnets affectent une forme bien spéciale (fig. I, pl. II) avec un segment externe particulièrement volumineux.

Le comportement d'*Ameiurus nebulosus* devrait donc être expliqué plutôt par la morphologie des ses cellules visuelles que par leur nombre et leur répartition.

Un cas plus curieux encore est offert par *Lophius piscatorius* qui vit, en mer, à des profondeurs plus grandes encore, jusqu'à 200 et 300 mètres. Elle se tient immobile sur le fond, en partie recouverte de sable.

Sa rétine montre une alternance très régulière d'un cône et de un ou deux bâtonnets. Mais, alors que les bâtonnets d'*Ameiurus nebulosus* sont remarquables par leur grand développement

ceux-ci sont à peine cylindriques, plutôt filiformes. Par contre, les cônes offrent un segment externe et interne d'une hauteur très accusée. Enfin, les cônes doubles sont très nombreux.

Les Poissons à *fovea*, ainsi que je le ferai remarquer dans le paragraphe que je leur consacrerai ultérieurement, sont des Poissons qui vivent en eau mal éclairée, dans les herbiers. Bien que les régions périphériques de leur rétine montrent une prédominance très nette des bâtonnets, la présence de la *fovea*, uniquement composée de cônes, fait que la rétine considérée dans son ensemble se montre riche en ces derniers éléments.

Ainsi, il ne faut point admettre comme règle générale que les Poissons d'eau superficielle ont une rétine remarquable par le nombre de ses cônes et les Poissons d'eau profonde une rétine riche en bâtonnets. Cela est vrai dans le plus grand nombre de cas : on peut opposer à cet égard, d'une part, *Scardinius erythrophthalmus*, *Gasterosteus aculeatus*, *Mugil*, et d'autre part, *Scorpaena scrofa*, les *Pleuronectes*. Mais cette règle souffre des exceptions nettes, offertes par les Poissons à *fovea*, par *Ameiurus nebulosus* et surtout *Lophius piscatorius*. Chez ces derniers, la richesse en cônes est difficile à expliquer, elle suggère l'hypothèse que le rôle des cônes ne serait pas uniquement celui de la sensibilité chromique, ainsi que l'on a tendance à l'admettre.

Le cas de *Conger vulgaris* est plus typique et, de même que le cas des Poissons de fond, il entre sans aucune discussion possible dans le cas général.

J'ai signalé, chez *Conger vulgaris*, l'existence exclusive de bâtonnets, très nombreux, très fins et très longs. Or le Congre adulte se tient à des profondeurs moyennes de 150 mètres : on a coutume de le pêcher avec des lignes de fond de 130 à 140 mètres. Toutefois, lorsqu'il se tient à des profondeurs moins grandes il a été remarqué que sa pêche est plus difficile le jour que la nuit et plus difficile également les nuits claires que les nuits sombres. Sur les côtes rocheuses, il recherche les anfractuosités du sol et sur les côtes sans rochers, il se creuse dans le sable des terriers où il se cache, fuyant ainsi la lumière.

L'Anguille adulte est lucifuge. Pendant son séjour en eau douce, bien qu'elle ne puisse trouver dans les lacs et les rivières que des profondeurs de quelques dizaines de mètres, elle se

comporte comme un poisson de fond, caché pendant le jour tout au moins dans la vase, le sable, les creux de rochers.

En aquarium, même après une captivité de plusieurs mois elle recherche les coins obscurs, se tient immobile et au fond,

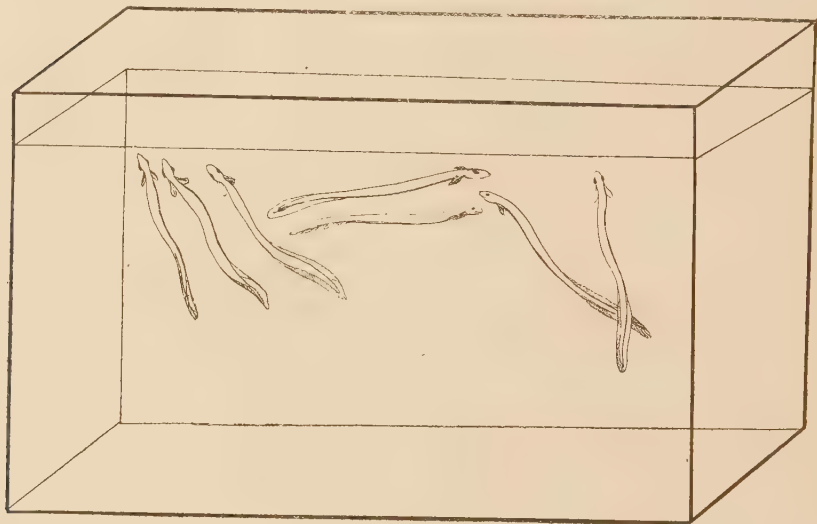


Fig. 62. — Attitude de jeunes Anguilles en aquarium très faiblement éclairé.

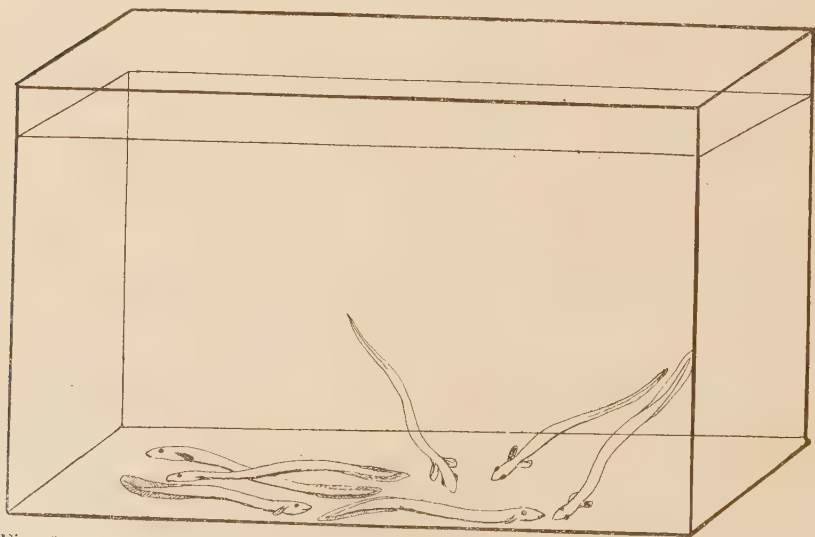


Fig. 63. — Attitude de ces mêmes Anguilles, dans le même aquarium, mais après quelques minutes d'éclairage intense.

s'il s'agit d'un bassin éclairé; mais après quelques minutes d'obscurité elle sort de son refuge et nage même dans les parties les plus superficielles du bassin. C'est ce que j'ai pu observer moi-même sur de jeunes anguilles de 40 centimètres de

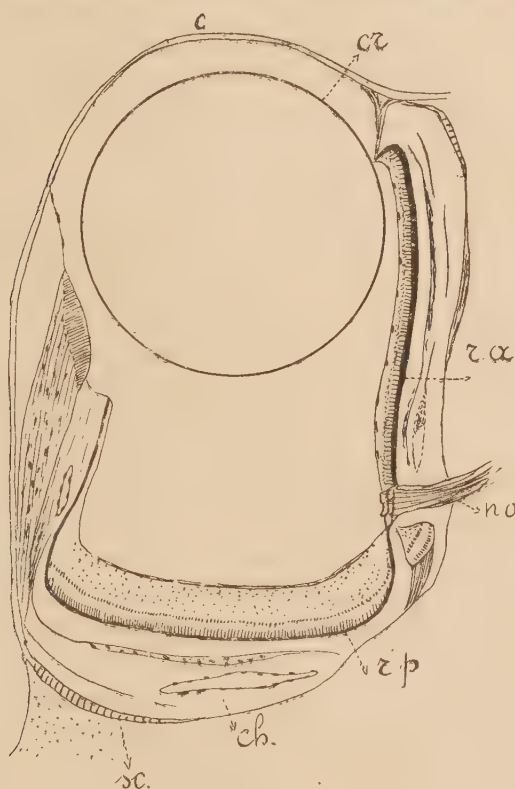


Fig. 64. — Coupe verticale totale de l'œil de *Disomma*,
d'après BRAUER et HALLER.

c. = cornée; *ch.* = choroïde; *cr.* = cristallin; *n. o.* = nerf optique;
r. a. = rétine accessoire; *r. p.* = rétine principale; *sc.* = sclérotique,

longueur environ, vivant dans un bassin éclairé par la lumière électrique et qui par interruption du courant ne recevait plus qu'une lumière diffuse très atténuée (voir fig. 62 et 63),

Chez l'Anguille la rétine se compose de bâtonnets, nombreux, serrés les uns contre les autres, et de forme cylindrique. Les cônes sont petits et rares : un cône correspond à 10 bâtonnets environ.

L'existence exclusive de bâtonnets s'observe chez les véritables Poissons abyssaux, qui, ainsi que je l'ai signalé dans l'étude anatomique, offrent outre cette particularité une disposition bien spéciale de la rétine. L'œil volumineux a une forme cylindrique et la rétine qui tapisse l'intérieur de ce cylindre montre deux régions nettes : une partie accessoire, d'organisation primitive et très imparfaite s'étend sur les parois latérales ; une partie principale mieux organisée occupe le fond du cylindre. Cette partie seule est pourvue de cellules à bâtonnets, seule elle est adaptée à la vision ; c'est pour cela que BRAUER, qui a fait une étude étendue des yeux des Poissons de grands fonds lui a donné le nom de *fovea* (fig. 64). Je me suis élevée contre cette manière de voir.

La forme cylindrique de l'œil serait une conséquence de son développement exagéré. Ce développement est, *a priori*, tout à fait extraordinaire, il semble que dans les profondeurs abyssales, l'œil ne recevant aucune lumière cesse de fonctionner, et, comme on le constate chez les espèces cavernicoles, qu'il subisse une régression plus ou moins accusée ; cela serait tout à fait conforme aux lois de LAMARCK sur l'adaptation (CAULLERY, 50). Cette régression se rencontre chez les organes visuels de nombreux Crustacés des grands fonds, notamment chez divers *Mysidæ* comme le montrent les travaux de RAY LANKESTER et de G. O. SARRS. Par contre les Poissons aveugles sont très rares et l'on ne connaît pas de Céphalopodes abyssaux privés d'yeux bien organisés. Bien plus, par un remarquable phénomène de convergence, les yeux de Céphalopodes et de Poissons abyssaux offrent parallèlement les mêmes variations de taille et de forme. L'utilisation de ces yeux pourrait-elle s'expliquer par l'existence des organes lumineux des animaux abyssaux ? C'est là une hypothèse vraisemblable ; mais, quant à savoir leur rôle précis, cela est encore impossible et demande de nouvelles études sur les conditions de la vie dans les grands fonds.

FRANZ (84) a donné une explication du développement exagéré de l'œil : sa prééminence, le grand diamètre du cristallin, la forme télescopique seraient autant de conditions favorables pour capter le maximum de lumière : une grosse lentille capable d'absorber de nombreux rayons, une large surface rétinienne pour percevoir ces rayons. Ce serait également pour

percevoir ces rayons qu'il se développe chez certaines espèces telles qu'*Opisthopterus soleatus*, *Argyrolepis affinis*, *Dissoma*, une portion de rétine sur les parois latérales du tube oculaire, dans le voisinage immédiat du cristallin, qui aurait pour but spécial de voir à une distance différente de celle à laquelle voient les autres parties de la rétine. On a comparé cela à une manière d'accommodation.

Il ne faudrait pas admettre, comme règle générale, qu'une diminution de l'intensité des rayons lumineux entraîne forcément une hypertrophie des organes visuels. Le Congre et l'Anguille ont de petits yeux. De même *Ameiurus nebulosus*; les yeux de *Lophius piscatorius* n'ont rien de remarquable par leur taille. Enfin, parmi les espèces de nos rivières et de nos lacs, la Tanche possède des yeux plus petits que les Cyprins d'eau superficielle tels le Rotengle, la Brème, et que la majorité des Salmonides.

On a constaté également (BRAUER, 34) une diminution sensible du pigment rétinien et choroïdien dans les yeux des Poissons de grands fonds. De plus, ce pigment est localisé dans la partie de la rétine qui reçoit le plus de lumière, c'est-à-dire dans la rétine principale. J'ai remarqué moi-même une densité particulièrement forte du pigment dans les rétines de Poissons de surface. Par contre, *Scorpena scrofa*, *Lophius piscatorius*, *Conger vulgaris*, *Anguilla anguilla* n'en possèdent qu'une quantité beaucoup plus faible.

Ainsi l'adaptation aux milieux éclairés, ou aux milieux obscurs se ferait chez les Poissons de trois manières différentes : par la prédominance de l'une ou l'autre sorte de cellules visuelles, cônes ou bâtonnets, par le développement plus ou moins exagéré des yeux, par des variations dans l'abondance et la répartition du pigment. Dans le plus grand nombre de cas, ces adaptations se réalisent dans le même sens pour toutes les espèces ; mais il y a des exceptions : il existe des Poissons de milieux obscurs riches en cônes, tels *Lophius piscatorius* et *Ameiurus nebulosus*.

Les Poissons à fovea.

J'ai indiqué déjà dans la première partie de mon travail que les Poissons à *fovea* sont fort peu nombreux. Ils appartiennent

à la famille des Lophobranches dont les représentants de tous les genres sont pourvus de la dépression fovéale. Ils appartiennent encore, dans diverses autres familles, aux genres *Blennius*, *Serranus*, *Pagellus*, *Pleuronectes*.

J'ai constaté moi-même l'existence d'une *fovea* dans les deux premiers de ces genres, chez *Blennius ocellaris* et *Blennius pavo*, chez *Serranus cabrilla* et *Serranus scriba*. J'ai indiqué que ces *fovea* sont loin d'atteindre le perfectionnement de structure de la *fovea* humaine, mais en revanche elles sont plus étendues que cette dernière et, malgré leur imperfection, qui fait hésiter à leur donner le nom de *fovea*, elles offrent un pouvoir d'acuité supérieur au pouvoir d'acuité des rétines des autres Téléostéens étudiés à cet égard.

Les lieux habités par les Poissons à *fovea* que je viens d'énumérer sont le plus souvent la prairie de zostères, les fonds vaseux ou sableux. Ce ne sont donc pas des Poissons de surface, mais presque des Poissons de fond où la lumière atténuée déjà par les quelques mètres d'eau qui séparent le Poisson de la surface l'est encore davantage par l'écran opaque des Algues et autres plantes marines.

Il semblerait que le rôle de la *fovea*, chez ces espèces, soit des plus limité. Leur comportement cependant indique chez eux une acuité visuelle plus accentuée que chez toute autre espèce vivant, soit dans un milieu semblable à celui où elles ont coutume de se tenir, soit dans un milieu plus éclairé et où il semble que la distinction et la reconnaissance des formes et des couleurs des objets soit plus aisée.

La Blennie basilic est de toutes les espèces à *fovea*, celle dont le comportement est le mieux connu. Des observations étendues ont été faites récemment par M. le Professeur ROULE (219) sur un exemplaire conservé en aquarium. La Blennie, espèce résistante, s'accommode facilement d'un changement de milieu, c'est pourquoi il est possible d'avoir des données précises et exactes sur son comportement, même après quelques modifications de son habitat. La Blennie observée par M. ROULE avait élu domicile dans une coquille vide de *Pinna* dont les dimensions et la forme lui permettaient de loger la plus grande partie de son corps. La tête seule faisait saillie hors de la coquille dans l'intervalle laissé entre elles par les

deux valves. De cette manière il lui était possible de surveiller les alentours. Dès qu'un danger se faisait sentir, selon la taille et la force de l'ennemi, la Blennie se comportait de deux manières à son approche : ou bien elle rentrait tout entière dans son abri, ou bien elle se portait au devant de l'agresseur éventuel pour l'effrayer et le chasser. Lorsque, pour tout autre motif, la Blennie abandonnait sa demeure pour un temps plus ou moins long, elle y revenait toujours, sans détours, ni hésitation, ce qui indique une certaine mémoire topographique, et un sens visuel perfectionné.

En dehors de l'acuité visuelle révélée par ce comportement, M. ROULE fait remarquer que la Blennie, en raison de la mobilité de ses yeux, de leur situation non loin l'un de l'autre, leur aspect légèrement exorbité, doit jouir des avantages de la vision binoculaire. L'existence de ce champ de vision est reconnaissable à la manière par laquelle réagit l'animal à la présentation d'une proie : une proie, ou tout objet lui ressemblant, étant placée de manière à n'être vue que d'un seul œil, l'animal reste indifférent. Mais si l'objet est disposé de manière à être vu simultanément par les deux yeux, la réaction est tout autre, la Blennie sort de son gîte et vient mordre.

Les deux autres espèces de Blennies auxquelles j'ai retrouvé la complexité de la rétine décrite par M. ROULE chez *Blennius basiliscus*, offrent un comportement et des attitudes à peu près identiques.

Je ne les ai point vu s'installer dans des coquilles vides mais j'ai remarqué, qu'en aquarium, elles se tiennent le plus souvent dans le même coin et savent, lorsqu'on les en fait sortir, y revenir avec rapidité et sûreté. J'ai constaté leur aisance à saisir leur proie ; la difficulté avec laquelle on parvient à s'en emparer soit avec la main, soit à l'aide d'une épuisette et cela, non seulement parce que leur corps nu et gluant glisse entre les doigts ou les mailles du filet, mais encore parce que la Blennie perçoit l'approche du danger, voit venir vers elle des objets inconnus et les fuit avec rapidité. Alors qu'il m'était possible de saisir à la main, et sans trop d'essais infructueux, des Sargues, des Daurades, des Mulles que je conservais dans le même bassin, j'ai été le plus souvent obligée de mettre ce bassin presque à sec pour m'emparer d'une Blennie.

Chez la Blennie paon et la Blennie ocellée j'ai constaté également que les rapides et nombreux mouvements de la tête coïncidaient avec la nécessité où se trouvait l'animal de fixer un objet, tel qu'une proie à poursuivre, avec ses deux yeux à la fois, ce qui lui est possible grâce à l'existence d'un champ visuel binoculaire. Ici, la mobilité de la tête et des yeux permettent à la vision binoculaire de s'exercer dans de nombreux plans.

Je rappelle aussi que la situation de la *fovea* dans la région temporale périphérique de la rétine lui permet de concourir à la vision binoculaire. Ainsi, la Blennie se trouve particulièrement bien douée, tant sous le rapport de l'acuité visuelle que sous le rapport de la vision binoculaire, dont l'étendue est parfois fort réduite chez les Poissons. Son comportement peut donc s'expliquer par le perfectionnement de ses aptitudes visuelles.

Le Serran, bien qu'habitant le plus souvent les mêmes lieux que la Blennie, a une biologie différente. Il vit dans la prairie de zostères, près des rochers, mais ne cherche jamais d'abri durable. Ses déplacements sont rapides et nombreux. C'est une espèce carnassière, bien que se nourrissant quelques fois d'herbes marines.

Ses yeux, moins rapprochés que ceux des Blennies, sont placés en avant du museau et près du sommet de la tête, ce qui indique encore un champ de vision binoculaire antérieur dans le plan horizontal et supérieur dans le plan vertical. La tête est mobile, mais le perfectionnement de la rétine atteint celui de la rétine de la Blennie. Ce perfectionnement paraît ici coïncider avec la manière dont le Poisson se comporte dans la recherche de sa nourriture qui se compose le plus souvent de Poissons de petite taille sur lesquels il se précipite avec une sûreté et une avidité très grande. De plus, le milieu où il se tient est encombré de plantes marines, ce qui rend la recherche des proies plus difficile et nécessite une acuité visuelle plus développée.

Le Serran conservé vivant en aquarium est aussi difficile à capturer. Il voit et sait éviter la main ou le filet qui veut le saisir.

Plus difficile à expliquer paraît être la *fovea* des Lophobranches, et surtout celle des Hippocampes. Les Syngnathes, les Nerophis, les Siphonostomes, par les mouvements onduleux de leur corps, manifestent encore une certaine activité ; leurs

déplacements, assez lents peuvent être attribués à la poursuite d'une proie.

Les Hippocampes n'effectuent que des déplacements restreints, leurs nageoires courtes, leur corps massif ne leur permettent pas une grande activité. Par leur queue, à la fois souple et résistante, ils se fixent à des coquilles, à des touffes d'herbes marines, ou bien encore, la queue leur servant de socle ou de support, ils se posent sur le fond. Ils n'éveillent en aucune manière l'idée de bête de proie. Leur museau allongé et cylindrique, véritable tube, dépourvu de dents, ne semble propre à recevoir que les proies qui, par hasard, tombent à son intérieur.

Il m'a été possible d'observer, pendant plusieurs semaines, le comportement des Hippocampes. Une cinquantaine d'*Hippocampus guttulatus*, provenant de la région d'Arcachon, conservés vivants en eau de mer artificielle, au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, étaient nourris à l'aide de Daphniés, Crustacés d'eau douce qui conservent leur vitalité deux jours au moins après immersion en eau salée.

Cette nourriture paraissait être appréciée des Hippocampes. Au moment de l'introduction des Daphnies, ces derniers manifestaient une certaine agitation, peu à peu le calme se rétablissait, plus grand encore qu'auparavant, les Hippocampes affectant une immobilité presque absolue après s'être accrochés aux tiges de Polypiers qui garnissaient l'aquarium ou mieux encore après s'être posés sur le fond (fig. 65). Ils attendaient alors qu'une Daphnie vienne auprès de l'extrémité du museau et ils l'aspiraient. Quelquefois on pouvait observer un léger déplacement de la tête dans le sens latéral, mais cela est assez rare, le mouvement le plus fréquent est une légère inclination de la tête en avant au moment de l'aspiration.

Les Hippocampes posés sur le fond semblaient picoter les Daphnies comme les Oiseaux, les Poulets ou les Pigeons, par exemple, picotent le grain qu'on leur jette. En cela ils étaient très adroits, la proie visée n'était jamais manquée.

Plus encore que chez la Blennie ou le Serran, les yeux très près les uns des autres, tous deux à la partie antérieure de la tête sont disposés pour une vision binoculaire particulièrement étendue. L'Hippocampe à l'affût paraît fixer avec précision et

ténacité le champ visuel binoculaire qui s'étend, un peu au-dessous du plan horizontal, au devant de son museau allongé.

J'ai dit que l'Hippocampe aspirait. La conformation de sa bouche lui interdit en effet tout autre mode de préhension. La partie antérieure du museau possède bien une pièce mobile qui, fixée à la partie inférieure de la bouche, vient se rabattre sur la partie supérieure de manière à en fermer l'orifice. Mais cette pièce, bien développée chez les Syngnathes, est ici réduite. Sa mobilité est faible. Enfin elle ferme imparfaitement

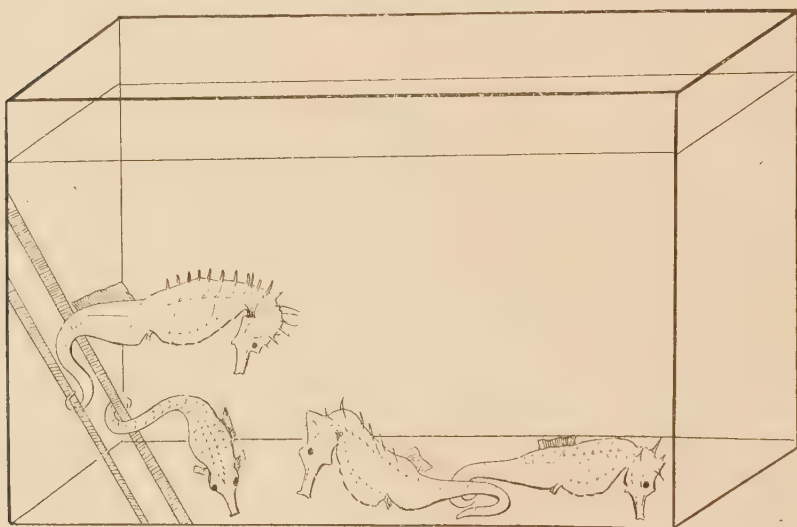


Fig. 63. — Attitude des Hippocampes à l'affût.

l'orifice buccal. Elle me paraît avoir un rôle préhenseur réduit, bien plus réduit que chez le Syngnathe déjà cité.

Cette insuffisance est compensée par les dispositions internes de la région buccale. La bouche, ou plutôt le tube buccal, est tapissé dans toute sa partie antérieure par une muqueuse lisse qui devient plus épaisse dans les parties profondes du tube ; à ce même niveau, l'épithélium se double d'un chorion épais à l'intérieur duquel paraissent exister des fibres musculaires. Je ne puis affirmer actuellement la présence de ces fibres : une étude histologique ultérieure seule le permettra. Toutefois ces dispositions visibles au simple examen macroscopique paraissent constituer une sorte de sphincter qui s'ouvre ou se ferme

d'une façon rythmique, comme j'ai pu le constater sur des exemplaires vivants et de grande taille. C'est par l'ouverture brusque du sphincter qu'il se produit une aspiration et que la proie, placée à l'orifice du tube, monte à l'intérieur de ce tube et gagne la région bucco-pharyngienne.

Ce mode de préhension s'opère dans un champ limité ; il exige de la part de l'Hippocampe une adresse et avant tout une perception nette des objets qui l'entourent. J'ai déjà dit que l'Hippocampe à l'affût ne manque presque jamais sa proie et je ne lui ai que très rarement vu prendre un objet d'une autre nature pour cette proie.

Il me semble donc que la *fovea* trouve là un rôle différent de celui des *foveæ* des espèces dont je viens de parler, mais correspondant encore au comportement biologique de Poissons.

Je n'ai pas constaté par moi-même l'existence d'une *fovea* chez *Pagellus centrodontus* comme l'a signalée GULLIVER ; cette espèce ne figure pas dans la liste des espèces ayant constitué mon matériel d'étude. Je n'ai pu, non plus, observer le comportement des Pagels. D'après les renseignements que l'on trouve dans les ouvrages de systématique des Poissons, dans les traités de pêche et de pisciculture, la biologie des représentants du genre *Pagellus* rappelle de près celle des Serrans : sa voracité est aussi grande, mais son habitat diffère : pendant une partie de l'année, au moins, il recherche les profondeurs supérieures à cent mètres.

Une *fovea* a été également signalée par SLONAKER dans le genre *Pleuronectes*. Chez *P. flesus*, et, dans deux genres voisins : *Arnoglossus* et *Rhombus maximus*, je n'ai pas retrouvé une pareille disposition. De plus le comportement des *Pleuronectes* ne paraît pas indiquer chez eux des aptitudes visuelles particulièrement développées. La présence d'une *fovea*, si elle se rencontre chez des individus que je n'ai pu étudier, me paraît difficile à expliquer par la biologie de ces animaux.

*Les variations de l'acuité visuelle et de l'étendue
des champs de vision.*

J'ai indiqué précédemment que l'acuité visuelle subissait des variations sensibles d'une espèce à une autre.

L'acuité visuelle d'une rétine peut être exprimée d'une manière approximative par le rapport du nombre d'éléments récepteurs, cônes et bâtonnets, au nombre d'éléments conducteurs représentés par les cellules ganglionnaires.

Dans le tableau suivant j'ai cherché à établir ce rapport pour quelques espèces. Les observations ont été faites dans tous les cas dans la même région de l'œil, celle qui se trouve le plus près possible du nerf optique; j'ai compté combien de cellules visuelles correspond, en moyenne, à une cellule ganglionnaire. Ce sont là des nombres comparables entre eux, mais seulement approximatifs: j'ai donné, d'une manière différente, des renseignements précis sur les variations de l'acuité visuelle chez les Poissons dans le chapitre qui lui est réservé dans l'étude physiologique. Je ne cherche ici qu'à établir des termes de comparaison entre les diverses espèces énumérées.

Brochet	$\frac{2}{1}$
Truite	$\frac{2}{4}$
Bouvière	$\frac{2}{4}$
Epinoche	$\frac{2}{4}$
Perche	$\frac{2 \text{ à } 3}{4}$
Rotengle	$\frac{2}{4}$
Carpe	$\frac{3}{4}$
Crenilabre	$\frac{3}{4}$
Rascasse	$\frac{4 \text{ ou } 5}{4}$
Poisson-chat	$\frac{4}{4}$
Baudroie	$\frac{5}{4}$
Plie	$\frac{7}{4}$
Congre	$\frac{10}{1}$
Serran et Blennie au niveau de la <i>fovea</i> .	$\frac{1,3}{1}$

Il est évident que plus ce rapport se rapproche de l'unité, plus on tend vers la conduction individuelle des éléments récepteurs aux cellules ganglionnaires, c'est-à-dire vers le maximum d'acuité.

A côté de la structure de la rétine il faut tenir compte des qualités de l'appareil dioptrique constitué par le globe oculaire, qualités que l'on peut apprécier par la grandeur des images rétinienne.

Ces images sont d'autant plus grandes et, par suite, la vision est d'autant plus nette, que l'œil est plus volumineux.

Or d'une manière à peu près générale, si l'on se rapporte au tableau de dimensions que j'ai précédemment donné on voit que les yeux les plus grands sont parmi ceux pour lesquels l'acuité visuelle se rapproche du maximum. Cette règle cependant n'est pas absolue, Syngnathes, Hippocampes, Siphonostomes, et même les Blennies, chez lesquelles l'acuité atteint le maximum de netteté jusqu'ici connue chez les Poissons, puisque ces espèces sont munies d'une *fovea*, possèdent de petits yeux.

Je rappelle aussi que *Lophius piscatorius* ne possède pas les yeux volumineux que l'on pourrait supposer au simple examen macroscopique et superficiel de la tête de cette espèce. Ces yeux, saillants, ce qui contribue à les faire paraître très gros, sont munis de poches séreuses importantes qui réduisent d'autant la cavité interne du globe oculaire et, par suite diminuent la grandeur des images formées sur la rétine.

Ainsi, parmi les espèces énumérées dans la mesure de l'acuité visuelle, ce sont le *Esox lucius*, *Salmo fario*, *Perca fluviatilis*, *Scardinius erythrophthalmus*, *Serranus cabrilla* qui possèdent le meilleur appareil dioptrique et la meilleure rétine.

Rhodeus amarus, *Gasterosteus aculeatus* sont aussi privilégiés malgré la petitesse relative de leurs yeux.

Par contre *Scorpaena porcus*, *Ameiurus nebulosus*, *Lophius piscatorius*, *Pleuronectes flesus*, *Conger vulgaris* ne possèdent qu'une rétine des plus simples sur laquelle ne se forment que de petites images.

Le premier de ces groupes se compose de Poissons voraces, se nourrissant de proies vivantes qu'ils poursuivent avec rapidité et sûreté. Il est aisé d'observer ce comportement au moment

où un lot de Truites conservées en aquarium reçoit sa nourriture. Si celle-ci se compose de Poissons de petite taille on a sous les yeux le spectacle d'une chasse active, si au contraire on jette des proies inertes, Poissons morts ou morceaux de viandes, elles sont en général dévorées avant qu'elles n'aient touché le fond du bassin.

Le Rotengle ne saurait être considéré comme un Poisson de proie, mais la rapidité de ses déplacements, son comportement dans la recherche de sa nourriture, semblable à celui de la Truite en captivité, la sûreté avec laquelle il fuit les obstacles qu'on lui présente, comme on peut le constater sur des exemplaires vivant en aquarium, paraissent bien coïncider avec une bonne acuité visuelle.

De même *Gasterosteus aculeatus* et *Rhodeus amarus* dont la biologie est par certain point fort curieuse : construction et reconnaissance du nid souvent caché dans le sable ou la boue et visible seulement par son orifice étroit, reconnaissance de la coquille d'Anodonte et de l'entre-bâillement de ses valves pour la ponte des œufs.

Une question se pose maintenant de savoir, si des objets qui l'entourent ou qu'on lui présente, le Poisson est plus sensible à la couleur, à la forme ou aux déplacements ?

La richesse des rétines en cellules à cônes permet d'admettre un certain pouvoir de discrimination des couleurs, plus marqué que la sensibilité aux variations d'éclairage, celles-ci n'étant perçues que par les bâtonnets peu nombreux et de faible diamètre.

Je m'appuie pour formuler ces appréciations sur les hypothèses, généralement admises, que les cônes seraient les organes de la vision des couleurs, les bâtonnets, les organes de la sensibilité à la lumière. Ces hypothèses sont d'ailleurs vérifiées et confirmées par des observations de biologie expérimentale : j'ai signalé précédemment que Mlle GOLDSMITH et M. CHARVOZ reconnaissent aux Poissons et aux Epinoches, en particulier, une certaine faculté de discrimination des couleurs.

Quant à la valeur de l'acuité visuelle, assez bonne si on la compare à celle de la rétine humaine, dont elle rappelle l'acuité des régions plutôt périphériques, elle semble permettre une certaine perception des formes et une meilleure sensation du

mouvement des objets. Cela du reste se vérifie dans l'observation du comportement des individus, le Poisson de proie saisit les fragments de nourriture qu'on lui jette pendant la descente de ces morceaux à travers l'épaisseur d'eau du bassin et dédaigne les morceaux tombés au fond tant qu'on lui en jette de nouveaux. Cela confirme également les observations d'ordre expérimental de M. CHARVOZ qui reconnaît aux Poissons la faculté de distinguer les objets par leurs mouvements d'abord, puis par leur forme et enfin à leur couleur.

Le groupe des Poissons à petits yeux et à mauvaise rétine renferme, *Conger vulgaris* et *Ameiurus nebulosus* mis à part, des espèces à déplacements restreints vivant le plus souvent immobiles sur le fond, plus ou moins recouvertes de sable ou de vase et se nourrissant des proies qui passent auprès d'elles et dont la préhension est relativement facile. Cela cependant n'exclut pas une voracité très marquée que l'on peut observer chez la Baudroie.

J'ai mis à part le Congre parce qu'il se comporte comme un véritable Poisson de proie, de même le Poisson-chat dont la faculté très grande de dispersion et la voracité en font une espèce dangereuse pour les autres espèces de Poissons des régions où on l'acclimate. Dans la recherche des proies l'infériorité des facultés visuelles paraît être compensée par un plus grand développement d'autres facultés sensorielles, tel le sens du goût dont les bourgeons sont nombreux sur la peau de la tête du Congre et sur les barbillons du Poisson-chat. Toutefois, ces deux espèces constituent deux exceptions très nettes à l'ensemble des qualités du groupe dans lequel la morphologie de leurs yeux permet de les ranger.

La rétine des espèces de ce groupe est le plus généralement riche en bâtonnets, ce qui exclut la sensibilité chromatique, mais permet de conclure à une bonne sensibilité lumineuse. Les dimensions des yeux et le nombre des cellules ganglionnaires, nombre réduit comparativement à celui des cellules réceptrices, sont autant de dispositions assez peu favorables à la distinction du mouvement et, encore moins, à la perception de la forme des objets.

Toutefois, en ce qui concerne le pouvoir de discrimination des couleurs, il faut signaler des exceptions. *Ameiurus nebu-*

losus et *Lophius piscatorius* possèdent des cônes et des bâtonnets en nombres à peu près égaux et les cônes, le plus souvent doubles sont particulièrement développés chez la Baudroie (voir fig. 2, pl. V). Leur présence paraît difficile à expliquer par le comportement et l'habitat de ces espèces, ainsi que je l'ai fait remarquer dans le paragraphe réservé aux Poissons de fond et de milieux obscurs. Elles suggèrent l'hypothèse que le rôle dominant des cônes ne serait pas uniquement celui de la vision des couleurs ainsi qu'on a très généralement tendance à l'admettre et ainsi qu'on peut le vérifier dans un grand nombre de cas.

Il existe enfin des Poissons munis de *fovea*, c'est-à-dire bien doués sous le rapport de l'acuité visuelle, mais dont les dimensions des yeux ne permettent la formation sur la rétine que d'images très petites. Ce sont les Blennies et surtout les Lophobranches. Le comportement de ces Poissons paraît cependant coïncider avec de bonnes aptitudes visuelles (voir p. 185) mais il faut remarquer que le Serran, dont la *fovea* présente une complexité de structure semblable à celle de la Blennie, mais qui, en plus, possède un meilleur appareil dioptrique par suite des dimensions plus grandes de ses yeux, est plus rapide dans ses déplacements, plus sûr et plus précis dans le choix et la poursuite de ses proies (voir p. 188).

Les champs de vision.

L'étendue des champs de vision est également très variable comme le montrent les schémas figurés dans les planches XI et XII. Le champ de vision binoculaire est le plus étendu chez la Truite, le Brochet, la Perche, la Rascasse, le Bar, le Saurel (*Trachurus trachurus*) qui toutes sont des espèces de proie.

De plus, j'ai constaté l'existence d'un champ de vision binoculaire supérieur et inférieur dans le plan vertical chez le Brochet, la Truite et la Perche. L'existence de ce champ permet à la vision binoculaire de s'exercer dans un plus grand nombre de plans, faculté que le Poisson met à profit dans la poursuite de ses proies. Il est aisé de constater ce fait sur des Truites conservées en aquarium ; si une proie vivante ou un morceau de nourriture est jeté à l'animal en un point du bassin situé dans

un des plans verticaux qui surmontent sa tête, on peut voir un rapide mouvement des yeux dans leur orbite, mouvement qui permet aux yeux de converger et de voir simultanément dans ces plans ; et l'animal, un court instant après, se précipite sur la proie.

J'ai indiqué précédemment que l'étendue des champs de vision est en relation étroite avec la position des yeux : plus les yeux sont rapprochés et plus les plans des ouvertures orbitaires sont voisins de la partie antérieure de la tête, plus le champ de vision binoculaire est étendu. Cette disposition se rencontre non seulement chez les Poissons de proie aux déplacements rapides, mais encore chez les espèces voraces à déplacements restreints : la Vive, la Baudroie. Cependant, il existe des espèces voraces, à déplacements rapides, tels le Congre, l'Anguille, le Poisson-chat qui ne possèdent que des champs de vision binoculaire dans le plan horizontal, ou dans des plans voisins de ce dernier, toujours d'amplitude réduite.

Les Cyprinides, les Daurades, les Box, les Grondins, les Muges possèdent également des champs de vision binoculaire peu étendus, mais leur comportement ne saurait être rapproché de celui des espèces mieux douées à cet égard.

Ainsi, l'acuité visuelle la meilleure, la vision binoculaire la plus étendue, sont l'apanage des Poissons chasseurs. Cependant cette règle n'est pas absolue : le Congre, l'Anguille, le Poisson-chat font exception, ainsi que je l'ai montré.

Ces deux avantages sont le plus généralement offerts par le même individu ; mais il existe des cas où le Poisson, bien doué sous le rapport de l'acuité, ne possède qu'un champ de vision binoculaire des plus réduit, comme cela se rencontre chez le Grondin, ou bien une acuité médiocre s'observe sur une espèce dont le champ de vision binoculaire est étendu, c'est le cas de la Rascasse.

Les Poissons cavernicoles et les Poissons nocturnes.

Depuis la découverte, aux Etats-Unis, dans les cours d'eau souterrains des cavernes de la région Mississipi, d'un Siluridé aveugle *Amblyopsis speleus* décrit en 1842 par DE KAY, l'étude des Poissons cavernicoles a été sérieusement entreprise. Elle a

permi d'établir une liste de Poissons à yeux atrophiés ou absents. Cette liste ne comprend que 15 espèces, dont plus de la moitié se rencontre dans l'Amérique du Nord et l'Amérique centrale et quelques-uns dans l'Amérique du Sud et l'Afrique (9 pour l'Amérique du Nord et l'Amérique centrale, 3 pour l'Amérique du Sud et 3 pour l'Afrique).

M. le Docteur PELLEGRIN dans un travail récent, très documenté, fait connaître la répartition de ces espèces dans la classification. Quatre familles possèdent des représentants dans la faune cavernicole.

Chez les *Cyprinidés*, deux formes apparentées aux genres *Barbus* sont complètement dépourvues d'yeux; elles appartiennent aux genres *Cæcobarbus* et *Phreatichthys*.

Chez les *Siluridés* les formes aveugles ou pourvues d'yeux régressés sont plus nombreuses. Elles appartiennent principalement au groupe des *Clariés* dont les espèces obscuricoles sont le plus souvent aveugles. A côté de ce groupe est celui des *Pimelodus* dont un représentant montre à la place des yeux une simple petite fente indiquant la région orbitaire.

Dans la famille des *Amblyopsidés* se classe le Poisson cavernicole aveugle capturé le premier, *Amblyopsis speleus*, dont les yeux se développent normalement au début de la vie embryonnaire s'atrophient graduellement avec l'âge et sont complètement cachés sous la peau chez l'adulte.

La dernière famille, apparentée à la section des *Blenniiformes* est celle des *Brotulidés* qui comprend deux espèces aveugles.

D'après les descriptions anatomiques de ces espèces, il résulte que l'œil dégénéré, non fonctionnel, peut s'observer sous la peau, à la place qu'il occupe normalement. Les muscles moteurs sont réduits ou peuvent manquer. Le pigment choroïdien ou rétinien manque ou se trouve très peu abondant. Les cellules visuelles, le plus souvent des bâtonnets, sont réduites et parfois difficiles à reconnaître. MANFRED REICHEL, dans son étude anatomique du *Phreatobius cisternarum*, un des travaux les plus récents et les plus complets sur l'organisation des Poissons aveugles cavernicoles signale chez cette espèce la possibilité de l'existence exclusive de cônes. Son hypothèse est basée sur le fait que le *Phreatobius* appartient à la famille des *Siluridés* et que les *Siluridés* normaux présenteraient des cellules à cônes

remarquables par leur nombre et leur développement. L'étude anatomique que j'ai pu faire des yeux de deux *Siluridés* normaux *Ameiurus nebulosus* et *Clarias batrachus* me permet de réfuter cette hypothèse. *Ameiurus nebulosus* possède des cônes et des bâtonnets en nombre à peu près égal ; de plus les bâtonnets atteignent un développement quatre fois environ supérieur à celui des cônes. *Clarias batrachus*, moins évolué, ne possède que des bâtonnets courts et trapus. Ainsi, en admettant que *Phreatobius cisternarum* ne soit qu'un Siluridé dégénéré, il est normal d'admettre que ses cellules visuelles atrophiées sont des restes de bâtonnets.

Les cellules ganglionnaires sont rares ; l'iris se distingue difficilement, le cristallin est indifférencié.

D'une manière générale, l'œil réduit de ces Poissons cavernicoles possède des formations indifférenciées, c'est-à-dire ayant subi un arrêt dans leur développement, et des formations différenciées ou ayant acquis une organisation plus parfaite, qui a ensuite dégénéré sous l'influence de l'obscurité de leur milieu.

Parmi les espèces qui ont constitué mon matériel d'études aucune n'appartient à la faune des cavernes, mais l'une d'elles est voisine dans la classification, c'est un Siluridé, *Clarias batrachus*, et j'ai signalé précédemment que le groupe des *Clarias* était le plus riche en formes cavernicoles aveugles. Cette espèce possède des yeux placés très latéralement de chaque côté de la tête, ce qui est l'indice d'un champ visuel binoculaire réduit. Ces yeux sont petits, à peine saillants, la rétine n'offre qu'une seule sorte de cellules visuelles, des bâtonnets courts mais à segment externe volumineux. Les cellules ganglionnaires sont très espacées les unes des autres. Enfin, la pigmentation est très peu abondante. Ces conditions anatomiques ne permettent qu'une acuité visuelle faible, mais elles sont l'indice d'une sensibilité développée de l'intensité lumineuse.

Or la biologie de ces Poissons est des plus curieuses.

Selon les observations d'un explorateur du Sénégal, le Dr SUARD, observations rapportées par L. VAILLANT (240) et faites sur *Clarias lazera*, espèce très voisine de *Clarias batrachus*, ce sont des Poissons nocturnes. Ils vivent dans des mares de peu de profondeur qui, en dehors de la saison des pluies, se dessè-

chent ; les *Clarias* se creusent alors un abri dans la vase où ils se tiennent pendant le jour et d'où ils sortent pendant la nuit pour rechercher leur nourriture. Cette nourriture consiste en graines de millet. Ils rampent ainsi sur le sol, où ils peuvent vivre pendant plusieurs jours. Ils s'adaptent à la vie terrestre grâce à l'existence d'appareils spéciaux, décrits pour la première fois par E. GEOFFROY SAINT-HILAIRE, placés au-dessus des branchies et permettant la respiration aérienne. Les déplacements n'ont lieu que la nuit.

Il m'a été possible d'observer le comportement de quelques exemplaires de *Clarias batrachus*. Ils proviennent des régions sud de l'Indo-Chine et ont pu parvenir vivants au Muséum national d'Histoire naturelle où ils sont conservés en aquarium.

Ils recherchent les coins obscurs de leur bassin, s'enfoncent dans le sable qui en tapisse le fond ; après un an environ de captivité, par suite de modification dans l'agencement de leur aquarium, un orifice ayant été pratiqué dans le couvercle de cet aquarium, un des *Clarias* s'est échappé la première nuit où ces conditions ont été réalisées et a été retrouvé, le lendemain, à un mètre et demi environ de distance, dans un coin obscur.

L'Anguille, à certaines périodes de sa vie, se comporte aussi comme un Poisson nocturne. A l'état adulte, pendant la nuit, elle se rend d'une rivière ou d'un lac à une autre rivière ou un autre lac, effectuant ainsi des parcours de plusieurs centaines de mètres. Si le jour la surprend avant qu'elle n'ait atteint le but de sa course, elle attend pour continuer la nuit suivante, cachée dans l'herbe d'un pré humide.

Ces espèces nocturnes possèdent des yeux dont la principale caractéristique est une grande richesse en cellules à bâtonnets. Les bâtonnets sont très généralement considérés comme les organes de la vision crépusculaire. Les récents travaux du Dr ROCHON-DUVIGNEAUD sur les yeux des Oiseaux nocturnes appuient cette hypothèse. Il semble que l'on puisse trouver ici une nouvelle confirmation à son exactitude.

Les organes de protection de l'œil.

Ces organes sont constitués par les paupières, le pli conjonctival, la cornée, la sclérotique et enfin les poches séreuses intra-

oculaires et intra-orbitaires qui, si elles ne jouent pas un rôle de protection aussi net que les différents organes déjà cités, permettent cependant à l'œil de résister à des changements de pression plus ou moins considérables. Elles peuvent être assimilées à des coussinets protecteurs.

Les paupières sont très généralement nulles chez les Poissons, ou à peine développées comme on peut les rencontrer chez *Perca*, *Mugil*, *Scomber*. Quelques Salmonides et Clupéides ne montrent qu'un prolongement de ces paupières rudimentaires qui a été rapproché de la nictitante des Vertébrés supérieurs et a reçu le nom de pseudonictitante. Je crois intéressant de noter que toutes les espèces possédant cette formation rudimentaire sont des espèces d'eau superficielle et, par suite, des espèces vivant en milieu éclairé, sans pour cela ne formuler aucune hypothèse sur le déterminisme de sa présence.

Le pli conjonctival existe le plus souvent : il s'étend sur tout le pourtour du globe oculaire dont il concourt à assurer la mobilité, comme on peut le constater en observant les mouvements du segment antérieur de l'œil. La profondeur de ce pli est variable avec les espèces, bien développé chez les espèces de proie, les espèces à yeux mobiles, il devient plus réduit chez les espèces à petits yeux qui vivent sur le fond, dans le sable ou la vase, c'est le cas d'*Ameiurus nebulosus*, des Pleuronectes, et plus encore de *Clarias batrachus*.

Enfin il disparaît complètement chez le Congre et l'Anguille. Cette régression ne paraît pas en rapport avec la profondeur à laquelle vit l'animal. J'ai constaté moi-même la présence d'un pli conjonctival aussi profond que celui des Salmonides de nos régions chez une espèce de grands fonds : *Talismania molitis* Roule. Il se remarque moins développé chez des espèces plus ou moins immobiles dans le sable ou la vase et elle atteint son maximum de régression chez les espèces rampantes, c'est-à-dire qui, plus que tout autre, peuvent recevoir le contact de corps durs, débris de roches, coquilles ou squelettes d'animaux.

Les Poissons rampants offrent également une cornée de structure bien spéciale. Des formations y ont été décrites par différents auteurs, les uns voulant homologuer la partie externe de la cornée à la lunette des serpents, les autres décrivant l'existence d'espace ou cavité intra-cornéennes permettant le

glissement des différentes couches de la cornée l'une sur l'autre. J'ai indiqué précédemment (p. 65) que ces différentes formations n'étaient qu'un simple épaissement de la cornée, comme l'a constaté le premier le Docteur ROCHON-DUVIGNEAUD dans le cas *Conger vulgaris* et comme je l'ai remarqué moi-même chez *Anguilla anguilla* et *Clarias batrachus*. Cet épaissement est dû à l'augmentation de largeur de toutes les couches de la cornée, épithélium antérieur, derme sous-jacent, ici particulièrement épais, tissu propre de la cornée. La mobilité de l'œil se réalise par le glissement des différentes couches fibreuses l'une sur l'autre. L'œil, comme l'a remarqué pour la première fois le Dr ROCHON-DUVIGNEAUD dans le cas du Congre est mobile sous la cornée, cette dernière restant fixe.

De même qu'il existe pour le pli conjonctival tous les termes de passage entre le développement maximum et la régression complète, de même il existe toutes les transitions entre la cornée épaisse de l'Anguille et celle de la Truite par exemple. Ces termes sont les mêmes que ceux cités dans le cas du pli conjonctival, mais ici, leur énumération doit se faire en sens inverse : d'une manière générale la cornée est d'autant plus épaisse que le pli conjonctival est moins profond.

Il est encore intéressant de signaler la présence, dans les régions périphériques de la capsule cornéenne, au niveau de la base de l'iris, de nombreuses glandes muqueuses caliciformes logées dans les profondeurs des strates épithéliales particulièrement nombreuses chez les espèces à cornée épaisse. La sécrétion de ces glandes monocellulaires a vraisemblablement pour effet de lubrifier la surface de la cornée.

J'ai considéré ici l'Anguille comme un Poisson rampant alors que dans le paragraphe réservé aux Poissons de milieux obscurs je l'ai classé parmi les espèces nocturnes. Je rappelle que la biologie de l'Anguille est des plus complexes, qu'elle s'adapte à des habitats dont les caractères physiques sont très variés. Elle est capable de parcourir des distances de plusieurs centaines de mètres, dans des prairies humides, la nuit, c'est pourquoi je l'ai citée parmi les Poissons rampants.

La sclérotique fibreuse et cartilagineuse est particulièrement importante chez les espèces de surface. J'ai décrit chez *Gasterosteus aculeatus* une capsule sclérale presque entièrement car-

tilagineuse avec des parties renforcées par l'adjonction de nouvelles lames de cartilage. Chez le Thon, la sclérotique, encore plus résistante, montre un anneau osseux complet.

Lophius piscatorius, *Pleuronectes flesus*, *Conger vulgaris*, *Anguilla vulgaris*, chez lesquels j'ai pu faire l'étude anatomique des parois de l'œil, offrent par contre une sclérotique mince et souple. Toute partie osseuse y fait défaut. Le cartilage forme des plages peu étendues et peu épaisses. Par contre, la partie fibreuse y est bien développée formant presque à elle seule la cupule sclérale. Cette structure me paraît devoir se rapprocher du développement que prennent chez ces formes les poches séreuses intraoculaires et surtout intraorbitaires qui, avec la portion souple de la sclérotique, paraissent disposées pour jouer synergiquement le rôle d'un appareil élastique sur lequel repose le globe oculaire.

J'ai indiqué chez *Lophius piscatorius*, *Pleuronectes flesus*, *Scoræna porcus* le grand développement des poches séreuses, surtout chez la première de ces espèces. Je rappelle que chez l'Anguille, les poches oculaires très réduites sont compensées par des poches orbitaires dont la profondeur atteint celle du globe oculaire.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

De la morphologie comparée des yeux des différentes espèces qui ont constitué mon matériel d'étude se dégage tout d'abord cette conclusion que la structure des yeux, chez les Téléostéens, présente de grandes variations d'une famille à une autre et aussi d'un genre à un autre, dans une même famille.

Ces variations portent sur la forme, les dimensions, la position des yeux. Elles portent aussi et surtout sur la structure histologique de leurs différentes parties constituantes. Parmi ces dernières, la rétine est celle qui offre les particularités les plus remarquables et les plus importantes.

J'ai fait connaître, que, dans la très grande majorité des cas, la présence des deux sortes de cellules visuelles, cônes et bâtonnets, se trouve réalisée. Il y a toujours, avec des variations plus ou moins marquées suivant les espèces, prédominance du nombre des bâtonnets sur le nombre des cônes. Les Poissons osseux exclusivement pourvus de bâtonnets sont rares. En faisant abstraction des espèces abyssales et des espèces cavernicoles, j'en ai décrit deux seulement : *Conger vulgaris* et *Clarias batrachus*. Je n'ai trouvé aucune rétine ne possédant que des cônes ; ce fait, du reste, n'a jamais été signalé chez les Téléostéens étudiés à cet égard.

La forme et les dimensions des cellules visuelles sont aussi des plus variables. J'ai fait connaître la présence très fréquente de cônes simples et doubles dans une même rétine ; les cônes doubles, apanage des Téléostéens, pouvant atteindre un nombre égal à la moitié du nombre total des cônes ordinaires. Il m'a paru que les différents aspects des cellules à bâtonnets pouvaient être rapportés à trois types principaux : le type filiforme, très net chez *Conger vulgaris*, *Scorpana scrofa*, par exemple ; le type cylindrique comme chez *Salmo fario* ; le type en massue réalisé chez *Ameiurus nebulosus*. Entre ces différents types existent des formes de transition.

J'ai, de plus, établi deux modes de répartition des cellules visuelles : il y a tantôt alternance presque régulière d'un cône et d'un bâtonnet et je ne saurais donner de meilleur exemple de cette disposition que celle réalisée par les Salmonides ; tantôt on observe une alternance d'un faisceau de bâtonnets et d'un seul cône : tel est le cas des Pleuronectes.

Il est à noter que le premier de ces modes ne se réalise qu'avec des bâtonnets du type cylindrique. Quant aux bouquets ou faisceaux de bâtonnets qui alternent avec un seul cône, ils sont très généralement composés d'éléments du type filiforme.

Il me paraît intéressant de remarquer que la forme en massue, que j'ai décrite chez *Ameiurus nebulosus* et *Clarias batrachus*, rappelle de très près la forme des cellules à bâtonnets des rétines de Batraciens. Un autre détail de structure permet ce rapprochement : j'ai observé, dans l'épithélium pigmentaire des rétines de ces deux Siluridés, la présence de gouttes huileuses semblables à celles des Batraciens.

Un autre fait général et très remarquable des rétines des Téléostéens est le développement considérable de l'épithélium pigmentaire qui peut atteindre et même dépasser la moitié de l'épaisseur totale de la rétine.

Les fibres de MÜLLER, que j'ai pu mettre en évidence, après l'imprégnation chromo-argentique, sont plus épaisses et plus trapues que dans la rétine des autres Vertébrés, ce fait est peut-être en rapport avec l'épaisseur de la rétine qui atteint son maximum chez les Téléostéens et qui alors a besoin d'éléments de soutien plus puissants.

Les Poissons à rétine pourvue de *fovea* sont fort peu nombreux ; à la liste de ceux déjà mentionnés par les précédents auteurs j'ai pu ajouter *Blennius ocellaris*, *Blennius pavo*, *Serranus cabrilla* et *Serranus scriba*. La *fovea* de ces espèces, comme celles déjà décrites chez *Blennius basiliscus*, *Pagellus centrodontus* et les Lophobranches est une *fovea* très imparfaite. Elle ne possède comme caractères communs avec les *fovea* des Vertébrés supérieurs que l'aspect extérieur et l'existence exclusive de cônes. Cependant la conduction individuelle de ces cônes est loin d'être réalisée : nous avons là une *pseudo-fovea*, mais non une *fovea* véritable.

Les cellules ganglionnaires, dont la répartition atteint son maximum de densité au niveau des *foveæ* sont chez les autres espèces disposées en une seule assise et plus ou moins espacées les unes des autres. Les rétines les plus riches en cellules ganglionnaires montrent qu'à une de ces cellules correspond deux ou trois éléments visuels.

Ainsi, d'une manière générale, la rétine des Téléostéens ne paraît pas être l'organe d'une bonne acuité visuelle. Sa structure paraît correspondre à la structure des régions périphériques de la rétine humaine. Cette structure permet une bonne vision du mouvement des objets, une perception plus défectueuse de leur forme. La richesse en bâtonnets permet de conclure à une certaine sensibilité aux variations d'intensité de la lumière. La présence de cônes coïncide avec une faculté de discrimination des couleurs ; mais cette faculté paraît être peu développée.

La choroïde des Téléostéens offre une particularité bien spéciale : la présence de poches séreuses analogues aux poches séreuses de l'orbite de ces mêmes Poissons.

Les nerfs optiques montrent d'une manière générale un chiasma à croisement complet.

L'étude du mécanisme de la vision permet de conclure à l'existence d'un champ de vision binoculaire anatomique chez toutes les espèces. Il s'étend en avant du museau, dans le plan horizontal et les plans voisins. Sa valeur moyenne est de 20 à 30 degrés. Certaines espèces, telles que la Perche, possèdent un champ de vision binoculaire supérieur et inférieur dans le plan vertical. En aucun cas je n'ai constaté la présence d'un champ de vision binoculaire postérieur dans le plan horizontal.

Le croisement complet des nerfs optiques dans le chiasma me paraît permettre la vision binoculaire physiologique.

L'étude de la réfraction statique, selon les méthodes de la skiascopie, me fait conclure chez toutes les espèces étudiées à une hypermétropie de plusieurs dioptries, accrue d'astigmatisme ce qui s'oppose à ce que l'on admet très généralement de la réfraction chez les Poissons. Par l'établissement d'un dispositif rappelant un œil schématique, j'ai pu étudier la formation des images sur la rétine d'un œil à l'état de repos accommodatif. L'observation de ces images confirme les résul-

tats de l'étude skiascopique et montre que la forme sphérique du cristallin est celle qui convient le mieux pour la vision sous l'eau puisqu'elle assure le maximum de convergence des rayons lumineux et tend ainsi à compenser la divergence qu'entraîne la faible différence de valeur des indices de réfraction du cristallin de l'eau, divergence qui est la seule cause de l'hypermétropie des yeux des Poissons.

Bien que je ne puisse encore établir une théorie complète et définitive de l'accommodation chez les Poissons, les observations que j'ai pu faire à cet égard me permettent de m'opposer aux conclusions de mes devanciers. Je n'ai, en aucun cas, constaté un recul du cristallin vers la région profonde de l'œil, mais j'ai vu, sous l'influence de l'excitation électrique, une contraction des parois qui me suggère l'hypothèse d'une accommodation par déformation des parois, comme cela se produit chez les Céphalopodes. Ce mécanisme est possible, en raison de la structure des parois du globe oculaire, et il concorde avec l'état de réfraction statique, l'hypermétropie.

La rétine des Téléostéens réagit à l'action de la lumière ou de l'obscurité par la destruction et la régénération du pourpre rétinien, la migration du pigment, les variations morphologiques des cellules visuelles. Les mouvements du pigment atteignent une amplitude que l'on ne saurait retrouver dans aucun autre groupe de Vertébrés. Il semble qu'il y ait là une compensation à la réduction des mouvements de la pupille, réduction très accusée chez le plus grand nombre des Téléostéens.

La réaction de la rétine des Poissons subissent sous l'action de la lumière des variations parallèles à celles que subissent les rétines des Vertébrés supérieurs dans les mêmes conditions. J'ai pu mettre ces variations en évidence par une méthode choisie parmi les plus précises de la microchimie actuelle : le pH. La rétine obscurée s'est montrée neutre ou alcaline, la rétine éclairée acide. Seule l'Anguille fait exception. Dans tous les cas, le cristallin est toujours acide, le corps vitré nettement alcalin.

L'acuité visuelle, bien que faible chez les Poissons, ne se trouve pas localisée, comme chez les Vertébrés supérieurs, en un point défini de la rétine. La *fovea*, lorsqu'elle existe, est beaucoup plus étendue que chez ces derniers, et les régions

environnantes n'offrent pas avec elle de différences aussi grandes que l'on en rencontre dans l'œil humain par exemple. Dans les yeux sans *fovea*, la rétine présente dans la région voisine de l'axe optique une zone privilégiée, mais les parties périphériques sont encore le siège d'une acuité à peine inférieure. Cette disposition, de même que la situation excentrique de la *fovea*, permet à l'animal d'utiliser les régions périphériques de sa rétine pour la vision binoculaire ainsi que l'exige la position plus ou moins latérale de ses yeux.

De cette étude physiologique découle la conclusion que les Poissons possèdent des yeux dans lesquels ne peuvent se former que des images imparfaites. Leur appareil dioptrique est des plus défectueux : fortement hypermétrope, leur rétine ne reçoit que des images imprécises, le cristallin sphérique, tout en réalisant la forme qui corrige le mieux cette hypermétropie, est une mauvaise lentille. Leur acuité visuelle est faible. Leur champ de vision binoculaire peu étendu.

Mais, de même que l'étude morphologique a révélé de nombreuses variations d'un genre à un autre, de même la physiologie de la vision peut varier d'une manière assez étendue et, dans bien des cas, ces variations sont en rapport avec l'habitat et le comportement biologique des Poissons.

C'est ainsi que les Poissons de surface sont en général riches en cônes, les Poissons de fond riches en bâtonnets. L'acuité visuelle est meilleure, le champ de vision binoculaire est plus étendu chez les espèces de proie que chez les espèces à déplacements restreints. Les Poissons à *fovea* manifestent, dans leur comportement, recherche de la nourriture, fuite du danger, une puissance visuelle supérieure à celle des autres espèces. Les Poissons nocturnes montrent une très grande prédominance ou même l'existence exclusive de bâtonnets organes de la vision en lumière diffuse. Les Poissons cavernicoles offrent une régression des organes visuels en rapport avec leur mode de vie. Les organes de protection de l'œil se développent d'une manière spéciale chez les espèces qui rampent. J'ai montré aussi que l'abondance et la répartition du pigment paraissait en rapport avec l'intensité de lumière que reçoit le Poisson dans son habitat normal.

Toutefois il ne faudrait point croire que ces rapports entre

les aptitudes visuelles et la biologie des mêmes espèces soient rigoureux : il est des exceptions, telle par exemple la Baudroie, espèces de fonds obscurs, dont la rétine offre des cônes remarquables par leur nombre et leur taille, à tel point que l'on peut douter de leur rôle d'organe de la vision en milieux éclairés.

Toutefois, dans la majorité des cas, le comportement des Poissons, confirme les observations de biologie expérimentale faites sur eux, confirme également les conclusions que l'on peut tirer de l'étude morphologique et physiologique : les Poissons sont d'abord sensibles aux mouvements des objets, ensuite à leur forme. La discrimination des couleurs est faible, elle ne vient qu'après la sensibilité aux variations de l'éclairement des objets.

La vision des mouvements et des formes reste cependant très imparfaite : le Poisson voit mal, d'abord à cause de son appareil dioptrique qui ne permet que la formation d'images imprécises sur la rétine, à cause, ensuite, de l'imperfection de la rétine, et enfin, parce que le milieu liquide où il vit est impropre à la perception exacte des objets qui y sont plongés.

Parmi les particularités de structure de l'œil des Poissons, deux me paraissent être une remarquable adaptation à la vie aquatique. Ce sont d'abord les poches séreuses intraoculaires et intraorbitaires, qui, en dehors du rôle qu'elles me paraissent jouer dans l'accommodation, servent de coussinet protecteur pour l'œil, lui permettant de résister aux variations de pressions. C'est ensuite, et surtout, la forme sphérique du cristallin, véritable effort de la nature pour compenser la différence de réfrangibilité de la substance propre du cristallin et de l'eau.

BIBLIOGRAPHIE

A

1. ABELSDORFF, G. — Physiologische Beobachtungen am Auge der Krokodile. *Archiv für Anat. und Physiol.*, 1898.
2. — Ueber die Möglichkeit eines objektiven Nachweises der Farbenblindheit. *Archiv für Augenheilkunde*, 51, pp. 155-162, 1900.
3. — Notiz über die pigmentierung des Schnerven bei Tieren, *id.*, 53, 1905.
4. — Einige Bemerkungen über den Farbensinn der Tag- und Nachtvögel, *id.*, 53, pp. 64, 66, 1907.
5. ABELSDORFF, G. et WESSELY, R. — Vergleichend-physiologische Untersuchungen über den Flüssigkeitswechsel des Auges in der Wirbeltierreihe, *id.*, 64, 1909.
6. ADDARIO, G. — Sulla struttura dell vitreo embrionale e dei neonati sulla matrice del vitreo et sull'origine della zonula. *Annali di ottalmologia*, XXX-XXXI, 1901-1902.
7. AGABABOW. — Untersuchungen über die Natur der Zonula ciliaris. *Arch. mikr. Anat.*, 50, 1897.
8. ALBERS. — Bemerkungen über den Bau der Augen Nerscheidener Tiere. *Denkschr. d. Kgl. Akad. d. Wiss. München*, 1808.
9. — Bemerkungen über das Auges des Gadus. *Götting Gelehrt. Anz.*, 1806.
10. ANGELUCCI, A. — De l'action de la lumière et des couleurs sur l'épithélium rétinien. *Bull. soc. Méd. de Gand*, pp. 100 et 172, 1882.
11. APGAR, A. C. — Binocular vision of lateral eyed fishes. *Journ. Trenton Nat. Hist. Soc.*, pp. 6-8, 1886-88.
12. AUBERT, H. — *Physiologie der Netzhaut*, Breslau, 1865.

B

13. BABARASCHEW. — Beitrag zur Anatomie der Linse. *Arch. f. ophthalm.*, 38, 1892.
14. BARBIERI, N. A. — La rétine ne contient pas les principes chimiques du nerf optique. *C. R. Acad. sc.*, CLIV, p. 1367, 1912.
15. — Etude anatomique sur la terminaison arétinienne du nerf optique dans la série des Vertébrés, *id.*, p. 1532, 1912.
16. — Etude anatomique sur l'indépendance réciproque du nerf optique et de la rétine dans la série animale. *C. R. Assoc. des Anatomistes*, pp. 31-50, 1926.
17. BATESON, W. — Contractibility of the iris in fishes and cephalopods. *Journ. Mar. Biol. Assoc. London*, 1, pp. 215-216, 1890.
18. — Modes in wich fish are affected by artificial light. *Journ. Mar. Biol. Assoc. London*, 1, pp. 216-217, 1890.
19. BARTELS, M. — Die fibrillare struktur der Ganglienzellenschicht der Netzhaut. *Zeitschr. f. Augenh.*, 11, 1908.

20. BAUMEISTER, L. — Ueber die Augen von *Boleophthalmus* und *Periophthalmus*. *Bull. Annexe Revue suisse zool.*, 1911-19, pp. 26-28, 1911.
21. BEAUREGARD, H. — Examen ophtalmoscopique de l'œil des Poissons. *Bull. soc. philom. de Paris*, 12, pp. 79-81, 1875.
22. — Recherche sur les réseaux vasculaires de la chambre antérieure de l'œil des Vertébrés. *Ann. Sc. Nat.*, 4, pp. 87-119, 1876.
23. BEER, Th. — Die accommodation des Fischeauges. *Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol.*, LXIX, pp. 523-560, 1894.
24. — Der gegenwärtige stand unserer Kenntniss über das Horen der Tiere. *Klin. Wochenschr.*, Wien, 40, 1896.
25. — Die accommodation des Augen in der Tierreihe. *Klin. Wochenschr.* Wien, 42, 1898.
26. — Ueber primitive Sehorgane. *Klin. Wochenschr.*, Wien, 45, 1901.
27. BERGER, E. — Beiträge zur Anatomie des Fischeauges. *Zool. Anz.*, 4, pp. 258-262, 1882.
28. — Beiträge zur Anatomie des sehorgans der Fische. *Morph. Jahrb.*, 8, pp. 97-168, 1883.
29. BIAGI. — La Fovea centrale de la rétine des Lophobranchés. 12 p. *Spezia*, 1899.
30. BIGELOW, H. R. — The action of the visual purple in the eel. *Med. rec. New-York*, 48, p. 37, 1880.
31. BLAINVILLE, H. M. — Note sur l'analogie du peigne des Oiseaux dans l'œil des reptiles et des Poissons. *Journ. Phys.*, 95, p. 72, 1822.
32. BOHN, G. — Théorie biologique de la vision. *C. R. Acad. Sc.*, CXXXIV, 3, p. 184, 1902.
33. BRASS, A. — Die akkomodation des Auges der Knochenfische. *Zeitsch. f. d. Ges. Naturwissensch.*, III, Bd. 5.
34. BRAUER. — Die Tiefseefische. *Ergebn. d. Deutsch. Tiefsee Expedit a. d. Dampfer Valdivia (Anatom. Teil)*, XV, p. 266, 1908.
35. — Ueber den Bau der Augen einiger Tiefseefische. *Verh. Deutsch. zool. Ges.*, 12, pp. 42-57, 1902.
36. — Demonstration von schnitten durch das Auge von sternoptyx und von Myctophiden. *Verh. Deutsch. zool. Ges.*, 14, 16-35, 1904.
37. BREWSTER, D. — On the structure of the crystalline lens in fishes and quadrupeds as a certainied by its action on polarized light. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, pp. 311-317, 1816.
38. — On the cristalline lens in fishes, birds, reptiles, and quadrupeds. *Rept. Brit. Assoc. Add. Sci.*, 1 et 2, 1831.
39. — On the anatomical and optical structure of the crystalline lenses of animal, particularly those of the hare and the Salmon. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 126, pp. 35-48, 1836.
40. BROWN-SEQUARD, C. E. — Recherches expérimentales sur l'influence excitatrice de la lumière, du froid et de la chaleur sur l'iris, dans les cinq classes d'animaux vertébrés. *Journ. Physiol.*, 2, pp. 281-294 et pp. 451-460, 1859.
41. — De la poche musculaire orbitaire des poissons pleuronectes. *C. R. Soc. biol. Paris*, 5, sér. 1, p. 199, 1870.
42. BROCA. — Physique médicale. Baillière, Paris, 1911.
43. BUCHANAN, F. — An account of the fishes found in the rivers Ganges, and its branches. Edinburg et London, 405 p., 1822.
44. BUXTON, B. H. — The origine of the vertebrate eye. *Archiv für vergleichende Ophthalmologie*, II, Jahrg, IV H, no 8, 1912.

C

45. CAJAL (RAMON y), S. — La rétine des Vertébrés. *La Cellule*, t. 9, 1^{er} fascicule, 1892.
46. — Die retina der Wirbeltiere. Untersuchungen mit der Golgi Cajalschen Chromsilbermethode und der Ehrlichschen Methylenblau färbung. Wiesbaden, 1894
47. — Die struktur des Chiasma nervorum opticorum nebst einer allgemeinen Theorie der Kreuzung der Nervenbahnen. Leipzig, 1899.
48. CARRIÈRE, J. — Die sehorgane der Thiere vergleichend-anatomisch dargestellt. München, 1883.
49. CHARVOZ, M. — Recherches biologiques et expérimentales sur les fonctions sensorielles et psychiques des Téléostéens. Thèse, Paris, 1926.
50. CAULLERY (M.). — Les yeux et l'adaptation au milieu chez les animaux abyssaux. *Rev. gen. des Sc.*, p. 325, 1905.
51. CHATIN, J. — Sur les variations de la sclérotique chez les Vertébrés. *C. R. Acad. Sc.*, 1875
52. CHIAIE (DELLE), S. — Istituzioni di Anatomia compar. Napoli, 1836.
52. CHIARINI, P. — Cambiamenti morfologici che si verificano nella retina dei Vertebrati per l'azione della luce et dell'oscurita. *Boll. della R. Acc. Med. di Roma*, parte I, XXX, 3, 1904; parte II, XXXII, 3, 1906.
53. CHIEVITZ, J. H. — Untersuchungen über die Area centralis retinae. *Arch. f. Anat. u. Physiol. (Anatom. Abt.)*, 1889-91.
54. CIACCO, C. V. — Beobachtungen über den inneren Ban des Glaskörpers im Auge des Menschen und der Wirbeltiere im allgemeinen. Untersuch. zur Naturlehre des Menschen und der Tiere, herausgeg. v. Moleschott, 10. 1870.
55. — Osservazioni intorno alla membrana del Descemet eel suo endotelio. *Memor. dell'Accad. di Bologna*, ser. 3, t. 2, 1875.
56. — Sur une particularité remarquable de l'œil de l'espadon : *Xiphias gladius*. *Zeitschr. Augenheilk.*, 10 84, 1904.
57. COBBOLD, T. S. — The eye of the cod-fish. *Intell. observ.*, 4, pp. 199-209, 1862.
58. — Histological observation of the eye of the cod-fish (*Morrhua vulgaris*) with especial references to the choroid gland and the cones of the retina. *Journ. Linn. Soc. London (Zool.)*, 6, pp. 145-152, 1862.
59. COUCH, J. — Remarks on the structure and actions of the iris of the eye in some species of fishes. *Intell. observ.*, 8, pp. 180-183, 1866.
60. CUNNINGHAM, J. T. et MAC MUNN, C. A. — On the colorations of the skins of fishes, especially of Pleuronectidæ. *Philos Trans. Roy. Soc. London*, 184, pp. 765-812, 1893.
61. CUVIER, G. — Leçons d'Anatomie comparée, t. 2, 1800.

D

62. DEAN. — A bibliography of fishes. New-York, 1923.
63. DEISCHEL, G. — Beiträge zur kenntniß des Knochen fischauges mit besonderer Berücksichtigung der Frage nach der Akkommodation. *Inaug. Dissert.*, Breslau, 1908.
64. DENISSENKO, G. — Über den bau der änseren kornerschicht bei Wirbeltieren. *Archiv. f. Mikrosk. Anat.*, Bd. 19, 1881.

65. — Einiges über den Ban der Netzhaut des Aales. *Archiv f. Mikrok. Anat.*, Bd., 21, 1882.
66. DESLONGCHAMPS, J. A. — Notes concernant les effets de la gelée sur l'œil du *Gadus barbatus* L. avec quelques remarques anatomiques sur les yeux des Gades. *Mém. soc. linn. de Normandie*, 9, pp. 151-162, 1853.
67. DESMOULINS, L. A. — Note sur la détermination du rapport qui existe entre le développement sphérique donné par le plissement des rétines des Oiseaux et la sphère de l'œil circonscrite à ces rétines. *Arch. Gén. de Méd.*, 3, pp. 418-424, 1823.
68. DEXLER. — Untersuchungen über den Faserverlauf im Chiasma des Pferdes und über den binokulären sehakt dieses Tieres. *Arb. a. d. Inst. f. Anat. u. Phys. d. Zentralnervensystem*. Wien., 8, 1897.
69. DEYL, G. — Zur Vergleichenden Anatomie des sehnerven. *Bull. intern. de l'Acad. des Sc. de l'Empereur François-Joseph*. Prague, 1893.
70. — Ueber den sehnerven bei siluroiden und acanthopsiden. *Anat. Anz.*, 9, 1895.
- 70 bis. DITLER. — Ueber zapfenkontraktion an der isolierte Netzhaut. *Bull. Acad.* Prague, p. 1, 1907.
71. DOHRN, A. — Zur Phylogenese des Wirbeltierauges. *Mitteilungen ans der Zoolog. Station Zu Neapel*, VI, 1885.
72. DRUMMOND, J. L. — On certain apparances observed in the dissection of the eye of fishes. *Trans. Roy. Soc. Edinbourg*, 7, pp. 377-386, 1814.
73. DYCE, R. — Notes on some particularities of the eye of the Mackerel, *Scomber scomber*. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 3, pp. 307-309, 1866.

E

74. EIGENMANN, C. H. et HAUSELL, G. — Preliminary notes upon the arrangement of cones and rods in the retina of fishes. *Proc. Indiana acad. Sc.*, pp. 239, 1899.
75. EIGENMANN, C. H. et SHAFER, G. — The mosaic of single and twin cones in the retina of fishes. *Amer. Naturalist*, 34, 109-118, 1900.
76. EIGENMANN, C. H. — The eyes of blind vertebrates of North America. I. The eye of Amblyopsidæ. *Archiv. f. Entwicklungsmechanik*, 8, 1899.
77. EMERY, G. — La Cornea dei pesci ossei, contribuzione alla morfologia dell'occhi o dei Vertebrati. *Giorn. Sci. Nat.* Palermo, 13, pp. 9-47, 1876.
78. ERDL, M. P. — Disquisitiones de piscium glandula choroïdali. *Inaug. Dissert.* Munich, 1839. *Abstract in Arch. Anat.* (Müller), 1840.
79. EXNER, S. et JANUSCHKE, H. — Ueber Verschiebung de lapetummase im choroïdealepithel unter dens Einflusse des Lichtes (in *Abramis brama*). *Zentralbl. Physiol.*, 19, pp. 327-328, 1905.
80. — Das Verhalten des Guanine tapetum von *Abramis brama* gegen Licht und Dunkelheit. *Anz. Akad. Wiss. Wien.*, pp. 248-268, 1905.
81. — Die Stabchenwanderung im Auge von *Abramis brama* bei licht veränderungen. *Anz. Akad. Wiss. Wien.*, pp. 243-244, 1906.

F

82. FARAVELLI, E. — Su di un muscolo a fibre lisce osservato nella zona ciliare dell'occhio del *Thynnus vulgaris*. *Atti della R. Accad. delle Sc. di Torino*, XXVI, pp. 268-274, 1890-91.

83. FARAVELLI, E. et FASOLA — La forza elettromotrice nervosa applicata allo studio del chiasma dei nervi ottici. *Annali d'Ottalmologia*, 1889.
 84. FRANZ, V. — Ban des Entenauges u. Theorie des Teleskopauges. *Biolog. Centralbl.*, XXVII, p. 271, 1907.
 86. — Sehorgan. *Vergleichenden Mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere*, von A. OPPEL, Jéna, pp. 1 410, 1913.
 86. FRÜS, G. M. — Fiskeiet. Et bidrag til den sammenlignende anatomie. *Inaug. Dissert.* Kjøbenhavn, 92 p., 1879.
 87. FRIP, H. E. — On the fonction of sight in fishes and on certain structural peculiarities of the fishes eye. *Proc. Nat. Hist. Soc. Bristol*, 4, 1-14, 1866.
 88. FRITSCH, G. L. — Die retina elemente und die Dreifarbentheorie. *Abh. Akad. Wiss.* Berlin, 1904.
 89. FROBIEP, A. — Ueber den Ursprung des Wirbeltieranges. *Munchen Med. Wochenschr.*, 53, pp. 1739-1742, 1906.
- G
90. GARTEN, S. — Ueber die Veränderungen des Sehpurpurs durch Licht. *Archiv für Ophthalmologie*, LXIII, 1, p. 112, 1906.
 91. — Die Veränderungen der Netzhaut durch Licht. *Graefe-Saemisch's Handb.*, II Aufl., III, Kap. XII, 1907.
 92. GASKELL, W. H. — On the origine of the optic apparatus; the meaning of the optic nerves, 35, pp. 224-267, in *On the origine of Vertebrates deduced from the study of the Ammocætes. Journ. anat. physiol.* London, 1898-1906.
 93. GENDERSEN STORT, A. G. H. — Over de Teleneuronen in het netvlies van *Leuciscus rutilus*. *Versl. Akad. Wet. Amsterdam*, pp. 425-428, 1897.
 94. GEGENBAUR, G. — Untersuchungen zur Vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Leipzig, 1859-1872.
 95. GOLDSMITH, M. — Réactions physiologiques et psychiques des Poissons. *Thèse, faculté des Sciences*. Paris, 1915.
 96. GOTTSCHKE, M. — Ueber die retina im Auge der Gratenfische. *Arch. Anat. Physiol.*, pp. 457-466, 1834.
 97. GRABER, V. — Grundlinien Zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinnes der Tiere. Prag und Leipzig, 1884.
 98. — Ueber die Helligkeits- und Farbenempfindlichkeit einiger Meerthiere. *S. B. Akad. Wiss. Wien.*, 91, 1885, pp. 129-150.
 99. GREEF, R. — Die Morphologie und Physiologie der Spinnenzellen im chiasma, sehnerv. und in der Retina. *Verh. d. Physiol. Gesellsch.* Zu Berlin Jahrg, 1893-94.
 100. — Über spinnenzellen im sehnerven und der Retina. *Arch. f. Augenheilk.*, Bd. 29, 1894.
 101. — Die mikroskopische Anatomie des sehnerven und der Netzhaut in : *Graefe-Saemisch, Handb. d. ges. Augenheilk.*, 1900.
 102. GRYNFELT, E. — Sur le sphincter de l'iris chez quelques Téléostéens. Note préliminaire. *C. R. Assoc. Anat.* Paris, 10, pp. 102-104, 1908.
 103. — Sur la rétine ciliaire des Poissons. *Soc. Sci. Méd. Montpellier*, juillet 1909.
 104. — La membrane de Descemet du Poisson osseux. *Soc. Sc. Méd. Montpellier*, mai 1910.

105. — Les muscles de l'iris chez les Téléostéens. *Bibliogr. Anat. Nancy*, 20, pp. 265-332, 1910.
106. — Le muscle tenseur de la choroïde chez les Poissons. *Arch. Anat. Micr.*, 12, pp. 475-510, 1910.
107. — Sur l'anatomie comparée de l'appareil de l'accommodation dans l'œil des Vertébrés. *C. R. Assoc. Anat.*, 12, pp. 76-88, 1910.
108. — Etude anatomique et histologique sur l'œil du *Protopterus annecteus*. *Bull. Acad. Sci. Lettr. Montpellier*, pp. 210-232, 1911.
109. GRYNFELT, H. et DEMELLE, A. — Recherches anatomiques et histologiques sur l'opercule pupillaire des Poissons. *Bibliogr. Anat. Nancy*, 18, pp. 119-135, 1908.
110. GRYNFELT, F. et EUZIÈRE, J. — Les vaisseaux de la rétine chez le Congre. Nouveau cas de rétine vasculaire chez les Vertébrés inférieurs. *Soc. Sc. Méd. Montpellier*, juin 1908.
111. GUITEL, F. — Observations sur les mœurs de *Gobius minutus*. *Arch. Zool. Experim.*, sér. 2, vol. X, p. 499.
112. GULLIVER, G. — On fovea centralis in the eye of the fish. *Journ. of Anat. and physiol.*, vol. 2, 1868.
113. HAJ. — Entwicklung des Subokalaren lymphosaches bei Salmoniden. *Acad. pol. Cracovie*, p. 1001, 1923.

H

114. HALLER, A. — Sur les yeux de quelques Poissons. *Mém. Acad. Sc. Paris*, 1762.
115. HANNOVER. — Das Auge. Leipzig, 1852.
- 115 bis. HARNES. — Augen des Gewasser lebenden fische. *Zool. Anz.*, XLIV, 1914.
116. HEINEMANN, G. — Beiträge zur Anatomie der retina. *Arch. Mikrosk. Anat.*, 14, 409-441, 1878.
117. HESS, C. — Die anomalien der refraction und Akkomodation des Auges. *Graefé-Saemisch's, Handb.* II Aufl. VIII, 1903.
118. — Untersuchungen über den Lichtsinn der Fischen. *Archiv f. Augenheilkunde*, pp. 1-38, 1909.
119. — Gesichtssinn. *Handbuch der Vergleichenden Physiologie herausg. v. Hans Winterstein*, IV, pp. 355-840, Jena, 1913.
120. HIRSCH. — Ueber das Gehirn, Rücken mark und Augen der Varietatus des Goldfish : *Carassius auratus*. *Archiv f. Entw. Mech.* Leipzig, pp. 35-56-63, 1912.
121. HIRSCHBERG, J. — Zur dioptrik und ophthalmoskopie der Fisch and Amphibien Augen. *Arch. Anat. Physiol.*, pp. 493-526, 1882.
122. HOLT, E. W. L. — North sea investigations. *Journ. mar. biol.*, 3, pp. 78-201, 1893.
123. — Studies on teleostean morphology from the marine laboratory at Clerthorpes. *Proc. Zool. Soc. London*, pp. 413-446. 1894.
124. HOSCH. — Das sehorgan von *Protopterus annecteus*. *Arch. Mikrosk. Anat.*, 64, pp. 99-110, 1904.
125. HYRTL, J. — Über anangische netzhäute. *Sitzungsber d. k. Akad. d. Wissench. math. naturw. Klasse, Wien.*, 43, 1861,

I

126. ISCHREYT, G. — Zur vergleichenden Anatomie des Entewauges. *Archiv f. Vergl. Ophthalm.*, 3, 1912.

J

127. JACOBY, E. — Über die Neuroglia des sehnerv. *Klin. Monatsbl. f. Augenheilk.*, 1905.
128. JELGERSMA, G. — Der Ursprung des Wirbeltierauges. *Morphol. Jahrb.*, 35, 377-394, 1906.
- 128 bis. JULIN et PICQUÉ. — Sur le développement de la campanule de Haller chez *Trutta fario*. *C. R. Assoc. Anat.*, p. 273, 1926.
129. KALT, E. — Anatomie et physiologie comparée de l'appareil oculaire. *Encyclopédie française d'ophtalmologie Lagrange-Valude*, II, pp. 685-942, 1905.
130. KARSTEN, H. — Das Auge von *Periophthalmus Kōltreuteri*. *Jenaische Zeitschr. für Naturwiss.*, LIX, 1, pp. 145-154, 1923.
131. KESLER, L. — Untersuchungen über die Entwicklung des Auges der Wirbeltiere. Leipzig, 1871.
132. KITTLITZ, A. F. — Zur Entwicklung der Gefäße im Auge der Forelle. *Inaug. Dissert.* Wiesbaden, 1906.
133. KLINGELHÖFFER, W. — Das Auge der Wirbeltiere. *Wochensch. Aquar. Terrar.* Kund, pp. 196-197, 1912.
134. KNAUTH, N. — Zur biologie der Fische. *Zool. Anz.*, 14, p. 73, 1891.
135. KNOX, R. — Observations on the structure and functions of the canal of Petit and of the Marsupium nigrum, or peculiar vascular tissue traversing the vitreous humour, in the eyes of birds, fishes, and reptiles, Edinb. *New. Phil. Journ.*, 10, pp. 323-325, 1824.
136. KOHL, C. — Rudimentäre Wiberltieraugen. Fische, Amphibien, reptilien. *Bibliotheca zoologica*, 13, I, 1892.
- 136 bis. KOLLIKER. — Anatomie des chiasma opticum. *Festschr. der phys. med. Gesellschaft.* Würzburg.
137. KOLMER, W. — Ueber einen sekretartigen Bestandteil der Stäbchenzapfenschicht der Wirbeltierretina. *Vorläufige Mitteilung. Arch. gesam. Physiol.* Bonn., 129, pp. 35-43, 1909.
138. — Ueber das Ligamentum annulare in der Vorderen Kammer des Auges von *Anabas scandens*. *Anat. Anz.*, 44, pp. 183-186, 1913.
139. KORANGI, A. — Beiträge zur Entwicklung der Krystalllinse bei den Wirbeltieren. *Intern. Journ. Anat. Histol.*, 3, pp. 229-238, 1886.
140. KOTTGEN, E. und ABELSDORFF. — Die Arten des schpurgurs bei Wirbeltieren. *Zeitsch. für Vergleichende Augenheilkunde*, II, p. 64, 1883.
141. — Absorption und Zersetzung des schpurgurs bei Wirbeltieren. *Zeitsch. für Psych. u. Physiol. d. sinneorgane*, XII, pp. 161-184, 1896.
142. KRAUSE, W. — Die retina der Fische. *Intern. Monatschr. für Anatomie und physiologie*, III, 1-2, 1886.
143. — Die retina. *Morph. Jahrb.*, XI, 1894.
144. KÜHNE, W. — Ueber den seh purpur. *Untersuchungen a. d. Physiol. Inst. zu Heidelberg*, I, pp. 15-103, 1877.
145. — Chemische Vorgänge in der Netzhaut. *Harmann Handbuch der Physiologie*, III, p. 235, 1879.

146. KÜHNE, W. und SEWALL, H. — Zur Physiologie des seh epithels, insbesondere der Fische. *Untersuchungen a. d. physiol. Int. zu Heidelberg*, III, p. 89, 1880.

L

147. LACÉPÈDE. — Mémoire sur l'organe de la vue du poisson appelé *Cobitis anableps* ou gros yeux de Cayenne. *Mém. Instit. Paris*, 2, pp. 372-379, 1799.
148. LAFON, CH. — Considérations sur la physiologie des mouvements pupillaires. *Archiv. d'ophtalmologie*, p. 428, 1909.
149. LAGRANGE, E. — Anatomie générale de l'orbite. *Encyclop. Française d'ophtalmologie*, I, 1903.
150. LANDOLT, E. — Beitrag Zur Anatomie der Retina vom Frosch, Salamander und Triton. *M. Schultz, es Archiv.*, VII, pp. 81-100, 1870.
151. LANDOLT, M. — Considérations organologiques sur la vision binoculaire. *Archives d'ophtalmologie*, XXXV, pp. 720-739, 1916-1917.
152. — Recherche d'une acuité visuelle « spécifique ». *Journ. de psychologie norm. et pathol.*, XX, 8, pp. 702-715, 1923.
153. — Chiasma et vision binoculaire. *Archives d'ophtalm.*, XLI, 4, pp. 193-203, 1924.
154. — La vision binoculaire, facteur d'évolution. *Journ. de Psych. norm. et pathologique*, XXI, 10, 1924.
155. — Les axes visuels des Poissons. *Archives d'ophtalmologie*, XLII, n° 4, 1925.
156. — Du sens chromatique des Poissons. *Id.*, XLII, n° 3, 1925.
- 156 bis. — LANGE. — Ueber Phosphorsäureausscheidung der Nethhaut bei belichtung. Hoppa Seifers. *Zeitschr. f. Physiol. chim.*, CXX, 1922.
157. LANGERHANS, P. — Ueber das Auge der Neunangen. *Tagelb. 46. Vers. Deutsch. Naturf.*, 69, 1873.
158. LANGHANS, Th. — Untersuchungen über die sclerotica der Fische. *Zeitschr. Wiss. Zool.*, 15, pp. 243-306, 15, 1865.
159. LAUBER. — Augen vom schwertfisch (*Xiphias gladius*). *Zeitschr. Augenheilk.*, 10, p. 84, 1904.
160. LEUCKART, R. — Organologie des Auges. *Graefe Saemisch's, Handb. der Gesamten Augenheilkunde*, I, Aufl., II, Bd., p. 145, 1875.
161. LEYDIG, E. — Beiträge zur mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgesch. (Gesch. d. Rochen u. Haie). *Archiv f. Ophthalmologie*, LXXI, pp. 313-378, 1909.
162. LIETO-VOLLARO. — Das elastische Gewebe in der Iris des Menschen und einiger Vertebraten. *Klin. Monatsbl. Augenheilk.*, 5, 1908.
163. — Neue beiträge zur Kenntniss der feineren Vergleichenden morphologie der Zellen der Cornea propria. *Arch. f. Vergleich. Ophthalmol.*, 1910.
- 163 bis. LODATO. — Imutamenti della retina sotto l'influenza della luce. *Archiv. di Ottalm.*, VII, 1900.
164. LUSSANA et LEMOIGNE. — *Fisiologia dei centri nervosi encefalici*, Padova, 1871.

M

165. MASSALLIEN, F. G. — Descriptio oculorum *Scomber, Thynnus, Sepiæ*. *Inaug. Dissert.*, Berlin, 16 p., 1815.

466. MATTIENSEN, L. — Ueber den Physikalisch-optischen Bau der Augen vom Knödelwal. *Zeitschr. f. Vergleichende. Augenheilk.*, VII, 2-3, pp. 77-101, 1893.
467. MAYER. — Anatomische Untersuchungen über das Auge der Cetaceen. Bonn, 1832.
468. — Beiträge zur Histologie und Physiologie des Epithel. Prag, 1892.
469. MAYSER, P. — Vergleichend anatomische Studien über das Gehirn der Knochenfische mit besonderer Berücksichtigung der Cyprinoden. *Zeitschr. für Wissensch. Zool.*, XXXVI, p. 259, 1883.
470. MAZZA, F. — Sull'occhio della cephaloptera giorna *Annali del Museo Civ. di S. N. Genova*, IX, pp. 453-475, 1890.
471. MECKEL, J. F. — Systematischer Vergleichender Anatomie. Halle, 1821-1833.
472. MEEK. — Notes on the auditory organ and the orbit of *Orthogoriscus mola*. *Anat. Anz.*, 23, pp. 217-219, 1904.
473. MERKEL, Fr. — Über die macula lutea des Menschen und die Ora serrata einiger Wirbeltiere. Leipzig, 1859.
474. MERKEL, Fr. und KALLIUS. — Handbuch der ges. Augenheilk. in. *Graefe-Saemisch*, 1901.
475. MICHELS, J. — Über den Bau des Chiasma nerv. Opt. *Graefes Archiv.*, Bd. 19, 1873.
476. MOREAU. — Sur l'œil du Germon. *Thynnus germon*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 75, pp. 1636-1638, 1872.
477. MOREAU, E. — Histoire naturelle des Poissons de la France. Paris, Masson, 1891.
478. MÜLLER, H. — Anatomisch-physiologische Untersuchungen über die retina des Menschen und der Wirbeltiere. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, Bd. 8, 1836.

N

179. NAGEL, A. — Die Anomalien der Refraction und Accommodation des Auges. *Graefe-Saemisch's Handb. der ges. Augenheilk.*, IV, p. 257, 1880.
180. NAGEL, W. A. — Der Lichtsinn augenlosen Tiere. Eine biologische Studie. Jena, 1896.
181. — Ueber Kompensatorische Raddrehung der Augen. *Zeitschr. für Physiol. u. Psych. der Sinnesorgane*, XI, 1896.
182. NEUMAYER, L. — Der feinere Bau der Selachier-retina. *Arch. f. Mikrosk. Anat.*, 48, 1896.
183. NICATI. — Recherches sur le mode de distribution des fibres nerveuses dans les nerfs optiques et dans la rétine. *Archives de Physiologie*, 2, p. 521, 1875.
184. — Preuve expérimentale du croisement incomplet des fibres nerveuses dans le chiasma des nerfs optiques. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 1878.
185. — Physiologie oculaire. Paris, 1909.
186. NUEL, J. P. et CERUIL, F. — De l'endothélium de la chambre antérieure de l'œil, particulièrement de celui de la Cornée. *Arch. de biol.*, t. 10, p. 235-271.
187. NUNNELEY, Th. — On the structure of the retina. *Quat. Journ. of micr. science*, vol. 6, 1858.
188. NUSSBAUM, M. — Die Entwicklung der Binnennuskeln des Auges der Wirbeltiere. *Arch. f. Mikr. Anat.*, 58, 1901.
189. — Zur Anatomie der Orb., *id.*, 1902.

O

190. OGAWA, K. — Über Pigmentierung des Sehnerven. *Archiv. f. Augenheilk.*, 52, 1905.
 191. OVIO, J. — Anatomie et Physiologie de l'œil dans la série animale, trad. CH. DEJEAN. Paris, Alcan. 1927.

P

192. PANIZZA, B. — Osservazioni sel nervo ottico. *Giorn. dell' I. R. Ist. Lombardo*, di S. L., éd. A., 39-41, Milano, 1855.
 193. PAPPEHEIM, S. — Die specielle Gewebelehre des Auges. Breslau, 1842.
 194. PARDO, R. — Reazioni della retina allo stimolo luminoso. Modena, 1911.
 195. PARINAUD, H. — La vision. Paris, Doin, 1898.
 196. PELLEGRIN (J.). — Les Poissons cavernicoles aveugles. *Rev. gén. des Sciences*, p. 325, 1926.
 197. PERGENS. — Action de la lumière sur la rétine. *Travaux de l'Institut Solway*, I, 1-2, 1896, et *Annales de la Soc. R. des Sc. Méd. et nat. de Bruxelles*, 1896.
 198. PETIT, F. de. — Mémoire sur plusieurs découvertes faites dans les yeux de l'Homme, des Oiseaux et des Poissons. *Hist. de la R. Ac. des Sc.*, année 1726, p. 69-83. Paris, 1753.
 199. PFLÜCK. — Die Akkommodation der Cephalopöden und Fische. *Ber. Versam. Ophthalm. Ges.*, Wiesbaden, 36, p. 54-57, 1911.
 200. PLATEAU, F. — Sur la vision des Amphibies et des Poissons. *Bull. Acad. Roy. de Belgique*, XXIII, 1896.
 201. PRENANT, A., BOUIN, P., MAILLARD, L. — *Traité d'Histologie*. Cytologie générale et spéciale. Histologie et anatomie microscopique. Paris, Masson, 1911.
 202. PURKINJE, J. — Beobachtungen und Versuche zur Physiologie der Sinne. Zweites. Bd.: *Neue Beiträge zur Kenntniss der Sehens in subjectiver Hinsicht*. Berlin, 1825.
 203. PÜTTER, A. — Organologie des Auges. *Graefe Saemisch's Handb.* III, 1912.

Q

204. QUIDOR, A. et HERUBEL, A. M. — Sur la psycho-physiologie des phénomènes visuels chez les Animaux. *C. R. Acad. Sc.*, CLXXVII, p. 838, 1923.

R

205. RABAUD, E. — La vision de la couleur rouge chez une Perche-soleil. *Feuille des Naturalistes*, n° 12, 1925.
 206. RATHKE. — Bildungsgeschichte des Auges beim Schleimfisch (*Blennius vitiparus*). *Zeitschr. Ophthalm.*, 3, 362-366, 1833.
 207. REICH, M. — Zur Histologie der Hechtretina. *Archiv. f. Ophthalm.*, XX, I, p. 1-14, 1874.
 208. REINHARDT, J.-C. — Om venernes gaug i fiskenes svømmeblaerer. Oversigt Dansk. Vid. Selsk. Forh. Kjobenhavn., 3-5, 1822.
 209. RICCI, O. — Sulle modificazioni della all' oscuro ed alla luce. *Rivist. Ital. Sci. Nat.*, pp. 78-83, 103-106, 124-128, 1901.
 210. RETZIUS. — Das Gerhın und das Auge von Myxine. *Biol. Untersuchungen*, Stockholm, 4, pp. 55-60, 1893.

211. ROCHON-DUVIGNEAUD, A. — La protection de la cornée chez les vertébrés qui rampent : Serpents et Poissons anguiformes. *Annales d'occulistique*, CLIII, pp. 185-202, 1916.
212. — Quelques résultats de la skiascopie chez divers types de Vertébrés. *Ann. de la Soc. d'ophthalm.* de Paris, février 1918.
213. — Quelques données sur la fovea des Oiseaux. *Annales d'occulistique*, CLVI, 42, pp. 718-732, 1919.
214. — La situation des foveæ simples et doubles dans la rétine des Oiseaux et le Problème de leurs relations fonctionnelles. *Annales d'occulistique*, CLVII, 41, pp. 673-680, 1920.
215. — Une méthode de détermination du champ visuel chez les Vertébrés. Quelques résultats obtenus par cette méthode, leurs conséquences. *Annales d'occulistique*, août 1922.
216. — La réfraction des petits yeux chez les animaux et l'utilisation des images rétinienne défectueuses. *Bull. Soc. française d'ophtalmologie*, mai 1925.
217. ROCHON-DUVIGNEAUD, A. et ROULE, L. — Observation sur le comportement visuel et la structure de l'œil chez *Blennius basilius* C. V. *Bull. Muséum Hist. nat.*, Paris, n° 2, pp. 139-145, 1927.
218. ROCHON-DUVIGNEAUD, A. et VERRIER, M.-L. — Sur l'existence de poches séreuses dans l'orbite et dans l'œil des Téléostéens. *C. R. Acad. Sc.*, t. 484, p. 539, 1927.
219. ROULE, L. — Les Poissons et le monde vivant des eaux. I et II. Les formes et les attitudes, la vie et l'action. Paris, Delagrave, 1926-1927.
220. ROSENTHAL. — Zergliederung des Fiechanges. *Arch. f. d. Physiol. von Reil un Authenrieth*, 10, 1841.

S

221. SACCHI, J. — Nouvelles recherches sur la structure de la névroglie de la rétine des vertébrés. *Archiv Ital. Biol.*, 6, pp. 76-96, 1884.
222. SCHAFER, A. — Vergleichend-physiologische Untersuchungen über die Schschärfe. *Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiologie*, CXIX, p. 571, 1907.
223. SCHEURING. — Beobachtungen über die Beziehungen der Augen bei Fischer. *Zool. Jahrb.*, XXXVIII, 1921.
224. SCHIEFFERDECKER, P. — Studien zur Vergleichenden Histologie der retina. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, 28, 1886.
225. — Über das fischanges. *Anat. Anz.*, 2, p. 381, 1887.
226. SCHNEIDER, K. C. — Lehrbuch der Vergleichenden Histologie der Tiere Jena, 1902.
227. SCHULTZE, M. — Zur anatomie und physiologie der retina. *Arch. f. mikr. Anat.*, 2, 1866.
228. SCHWALBE, G. — Ueber Lymphbahnen der Netzhaut und der Glaskörpers. *Abdruck aus den bericht. der math. phy. Gesellschaft der Wissenschaften*, 1872.
229. — Mikroskop. Anatomie der schnerven, der Netzhaut und des Glaskörpers. *Græfe-Sæmisch's Handb.*, p. 321, 1874.
230. SHAFER, D. — The mosaic of single and twin cones in the retina of *Micropterus salmoides*. *Arch. Entw. mechan.* Leipzig, 40, pp. 685-691, 1900.

231. SICKERER. — Untersuchungen über die Refraktion des Auges der Süßwasserfische. *Arch. Vergl. ophth.*, I, p. 453, 1914.
232. SLONAKER, J. R. — A comparative study of the area of acute vision in Vertebrates. *Journ. of morphol.*, 23, 1897.
233. STUDNICKA, K. F. — Untersuchungen über den Bau der Schnerven der Wirbeltiere. *Jenaische Zeitsch.*, 31, 1898.
234. — Über eine eigentümliche Form des schnerven bei *Syngnathus acus* *Sitzungsber d. k. böhm Gesellsch. d. Wiss. Prag.*, 1898.
235. — Die primäre Augenblase und der Augenbecher bei der Entwicklung des seitenauges der Wirbeltieren. *Anatomischer Anzeiger*, XLVI, p. 273, 1913.
236. SZILY, V. — Beitrag zur Kenntniss der Anatomie und Entwicklungsgeschichte der hinteren Irissichten. *Archiv f. Ophthalmol*, LIII, pp. 459-498, 1902.

T

237. THILENIUS, G. — Über den Linsenformigen Gefaskörper im Auge einiger cypriniden. *Arch. mikr. Anat.*, 40, 1892.
238. TSCHERMAK, A. — Studien über das binokular sehen der Wirbeltiere. *Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiol*, XCI, pp. 1-20, 1902.
239. — Ueber das sehen der Wirbeltiere, speziell der Haustiere. *Tierärztliches zentralbl.* Wien, 1910.

V

240. VAILLANT L. — Sur les habitudes terricoles d'un Siluroïde africain : *Clarias lazera*. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, p. 271, 1893.
241. VERRIER, M.-L. — Sur la détermination du champ visuel anatomique chez les Poissons et les Batraciens. *C. R. Acad. Sc.*, t. 184, p. 1482, 1927.
242. — Sur la réfraction statique de l'œil chez les Poissons. *Ibd.*, t. 185, p. 539, 1927.
243. — Sur la morphologie de la cornée transparente chez quelques Téléostéens. *Bull. Mus. hist. nat.* Paris, p. 361, 1927.
244. — Détermination de l'étendue des champs de vision anatomique chez quelques Téléostéens. *Bull. Soc. Zool. de France*, t. LII, p. 329, 1927.
245. — Sur la structure de l'œil de *Ameiurus nebulosus* Lesueur et de *Clarias batrachus* L., ses rapports avec l'habitat et le comportement biologique de ces deux Siluridés. *Bull. Soc. Zool. de France*, t. LII, p. 581, 1927.
246. — Sur la présence et la structure d'une fovea rélinienne chez un percidé : *Serranus cabrilla* L. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 186, p. 457, 1928.
247. — Le pH des milieux oculaires chez les Poissons, ses variations sous l'influence de la lumière. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, Paris, p. 494, 1928.
248. VIRCHOW, H. — Beitrag zur Vergleichend. Anat. des Auges, Berlin, 1882.
249. — Ueber die Glaskörper und netzautgefasse des Aales. *Morphol. Jahrb.*, 7, 573-590, 1882.

230. VOLZ. — Zur Kenntniss des Auges von *Periophthalmus* und *Boleophthalmus*. *Zool. Jahrb.*, 22, 1905.

W

231. WAELE, H. de. — Recherches sur l'anatomie comparée de l'œil des Vertébrés. *Internat. Monatschr. für Anat. und physiol.* XXIX, 1-2, 1901.
232. WASBURN et BENTLEY. — The establishment of an association. *J. of Amer. trans.*, 1906.
233. WIEDERSHEIM, R. — Vergleichend Anatomie der Wirbeltiere. Jena, 1898.

Z

234. ZIEGENHAGEN. — Beiträge zur anatomie der Fishaugen. Berlin, 1895.
235. ZOLONITZKI. — Les Poissons distinguent-ils les couleurs. *Archiv. de zool. experim.*, IX, 1901.

PLANCHE I

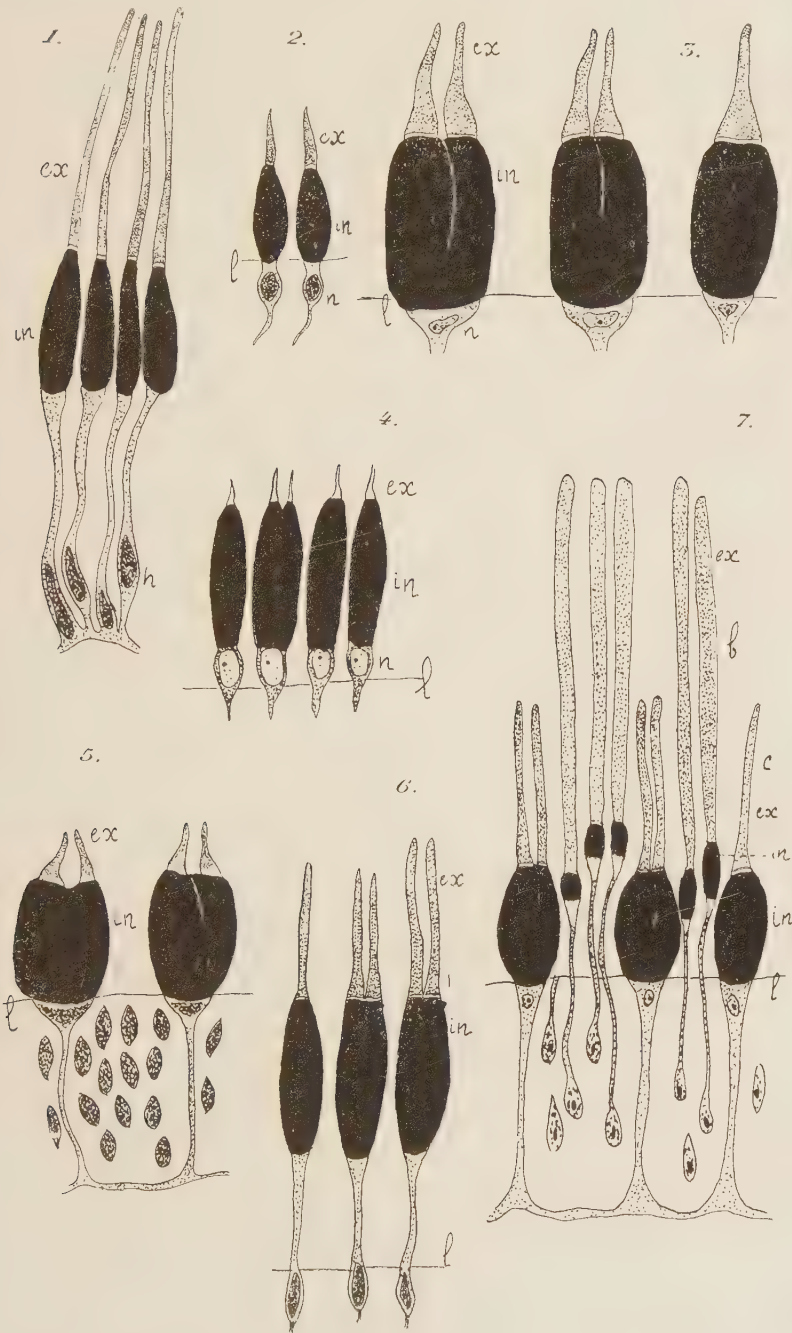
PLANCHE I

- Fig. 1. — Cônes de la *fovea* chez *Blennius ocellaris*.
Fig. 2. — Cônes de la région périphérique de la rétine chez *Hippocampus brevirostris*.
Fig. 3. — Cônes doubles de *Perca labrax*, région de la rétine voisine de l'axe optique.
Fig. 4. — Cônes simples et doubles de *Box salpa*. Même région de la rétine que dans le cas de *Perca labrax*.
Fig. 5. — Cônes doubles de *Scorpæna porcus*.
Fig. 6. — Cônes simples et doubles de *Lophius piscatorius*.
Fig. 7. — Cellules visuelles de *Blennius ocellaris*, région située en dehors de la *fovea* (cônes simples, cônes doubles, bâtonnets).

Abréviations communes à toutes les figures.

b. = bâtonnets ; *c.* = cônes ; *ex.* = segment externe ; *in.* = segment interne ; *l.* = limitante externe ; *n.* = noyau.

Toutes les figures ont été effectuées au grossissement linéaire de : 870.



M.-L. Verrier, del.

PLANCHE II

PLANCHE II

Fig. 1. — Cônes et bâtonnets d'*Ameiurus nebulosus*.

Fig. 2. — Bâtonnets de *Clarias batrachus*.

Fig. 3. — Bâtonnets d'*Hippocampus brevirostris*.

Fig. 4. — Bâtonnets de *Conger vulgaris*.

Fig. 5. — Cônes et bâtonnets de *Pleuronectes flesus*.

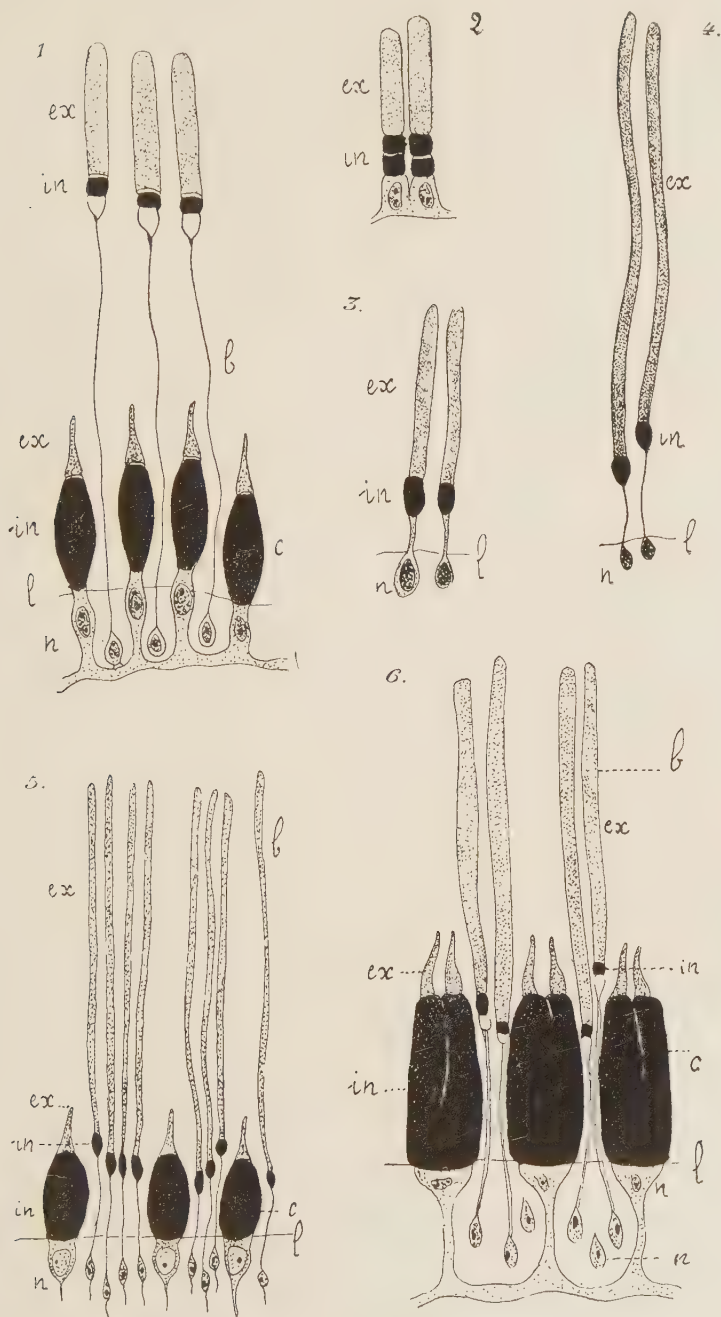
Fig. 6. — Cônes et bâtonnets de *Serranus cabrilla*.

Les bâtonnets d'*Hippocampus brevirostris* représentés par la figure 3 sont situés dans la région périphérique de la rétine. Les cellules visuelles représentées par les autres figures sont situées dans le voisinage de l'axe optique.

Abréviations communes à toutes les figures.

b. = bâtonnets; *c.* = cônes; *ex.* = segment externe; *in.* = segment interne; *l.* = limitante externe; *n.* = noyaux.

Toutes les figures ont été effectuées au grossissement linéaire de : 870.



M.-L. Verrier, del.

Les yeux et la vision des Poissons.

PLANCHE III

PLANCHE III

Fig. 1. — Rétine de *Tinca tinca* après imprégnation au chromate d'argent.
Grossissement linéaire = 168.

c. b. = cellule bipolaire; *f. m.* = fibre de Müller.

Fig. 2. — Cônes et bâtonnets de la même rétine. Grossissement linéaire = 168.

b. = bâtonnets; *c.* = cônes.

Fig. 3. — Fibres de Müller de *Esox lucius*, après imprégnation au chromate d'argent. Grossissement linéaire = 168.

Fig. 4. — Cellules horizontales de la rétine de *Tinca tinca* après imprégnation au chromate d'argent. Grossissement linéaire = 168.



3.



M.-L. Verrier, del.

Les yeux et la vision des Poissons.

PLANCHE IV

PLANCHE IV

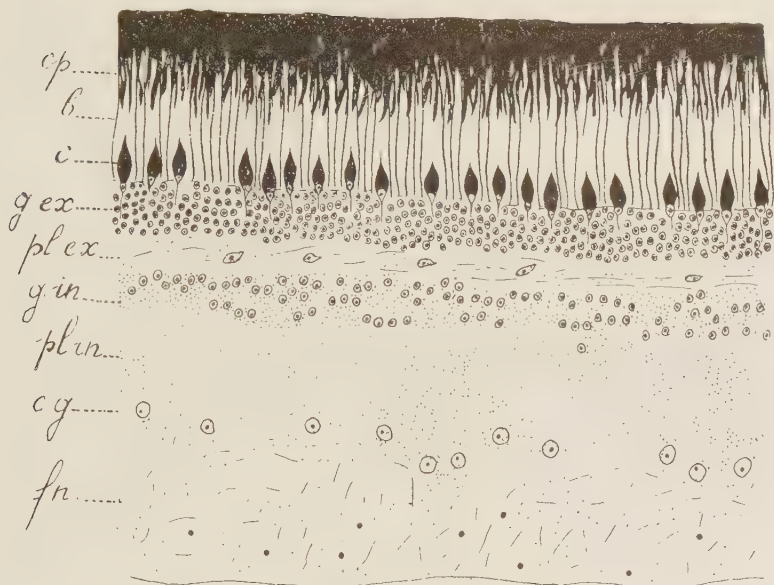
Fig. 1. — Rétine de *Blennius ocellaris*, région périphérique de la rétine.

Fig. 2. — Rétine de *Blennius ocellaris*, région comprise entre le nerf optique et la *fovea*.

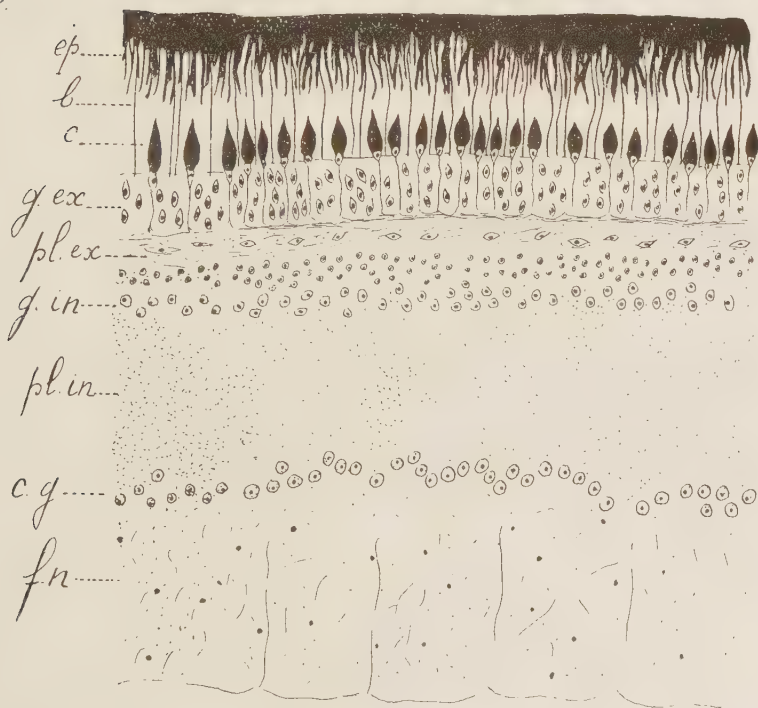
Abréviations communes aux deux figures.

b. = bâtonnet ; *c.* = cône ; *c. g.* = cellules ganglionnaires ; *e. p.* = épithélium pigmentaire ; *f. n.* = fibres nerveuses ; *g. ex.* = grains externes ; *g. in.* = grains internes ; *pl. ex.* = couche plexiforme externe ; *pl. in.* = couche plexiforme interne. Grossissement linéaire : 320.

1.



2.



M.-L. Verrier, del.

Les yeux et la vision des Poissons.

PLANCHE V

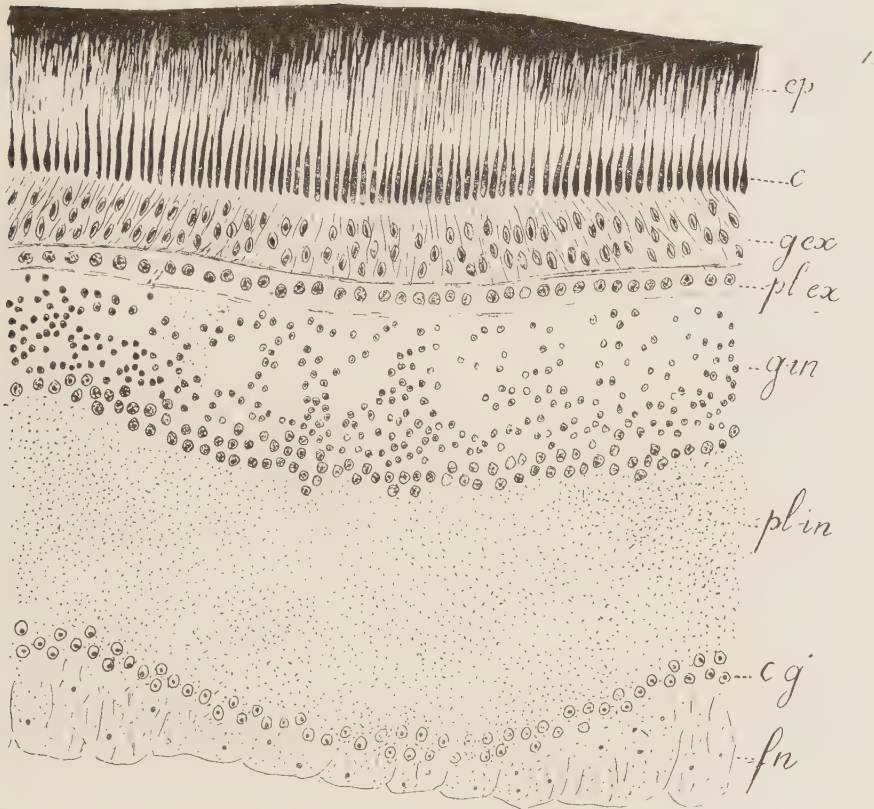
PLANCHE V

Fig. 1. — Rétine de *Blennius ocellaris*, fovea.

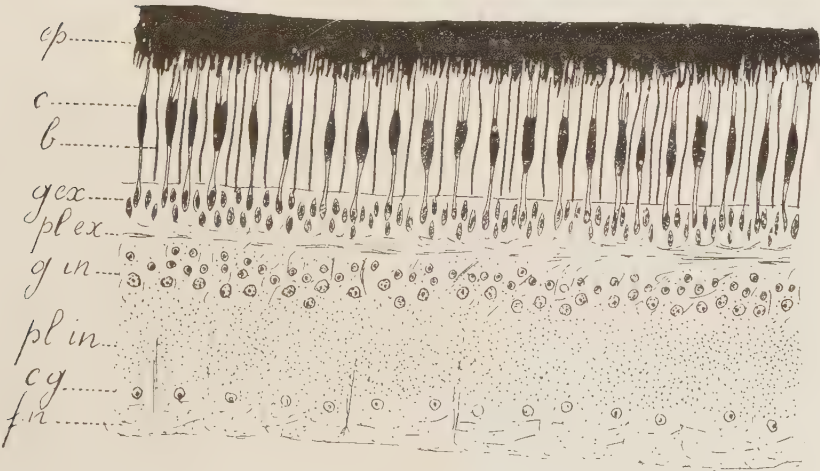
Fig. 2. — Rétine de *Lophius piscatorius*.

Abréviations communes aux deux figures.

b. = bâtonnets ; *c.* = cônes ; *c. g.* = cellules ganglionnaires ; *e. p.* = épithélium pigmentaire ; *f. n.* = fibres nerveuses ; *g. ex.* = grains externes ; *g. in.* = grains internes ; *pl. ex.* = couche plexiforme externe ; *pl. in.* = couche plexiforme interne. Grossissement linéaire : 320.



2.



M.-L. Verrier, del.

PLANCHE VI

PLANCHE VI

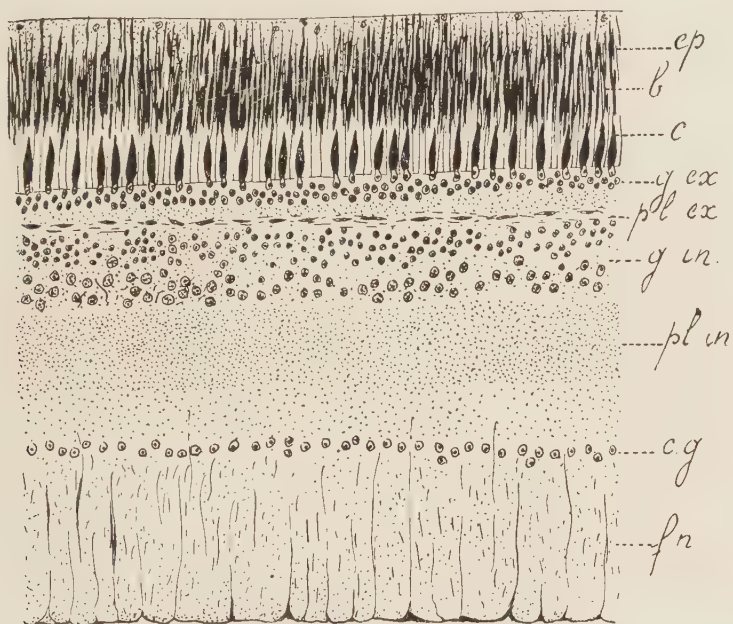
Fig. 1. — Rétine de *Crenilabrus mediterraneus*, région voisine de l'axe optique.

Fig. 2. — Rétine de *Pleuronectes flesus*, région voisine de l'axe optique.

Abréviations communes aux deux figures.

b. = bâtonnet ; *c.* = cône ; *c. g.* = cellules ganglionnaires ; *e. p.* = épithélium pigmentaire ; *f. n.* = fibres nerveuses ; *g. ex.* = grains externes ; *g. in.* = grains internes ; *pl. ex.* = couche plexiforme externe ; *pl. in.* = couche plexiforme interne. Grossissement linéaire : 320.

1.



2.



M.-L. Verrier, del.

Les yeux et la vision des Poissons.

PLANCHE VII

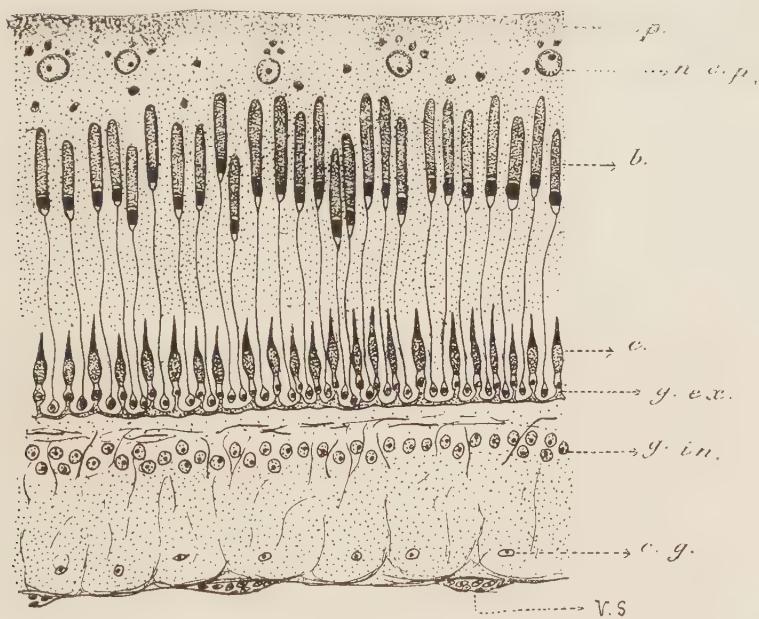
PLANCHE VII

Fig. 1. — Rétine d'*Ameiurus nebulosus*, région voisine de l'axe optique après dépigmentation.

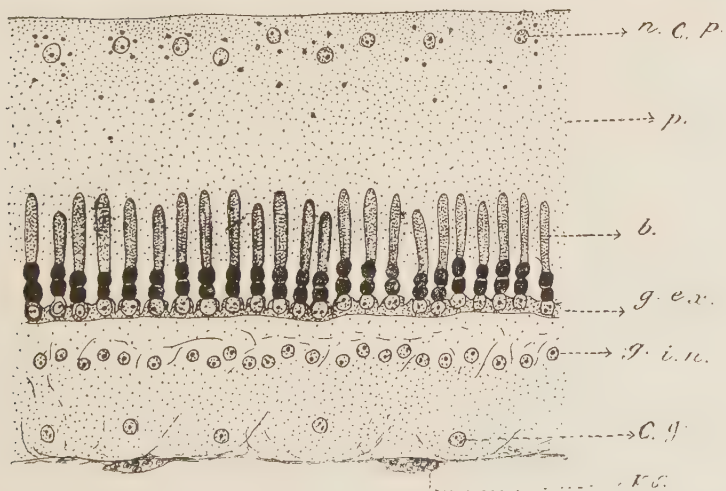
Fig. 2. — Rétine de *Clarias batrachus*, région voisine de l'axe optique après dépigmentation.

Abréviations communes aux deux figures.

b. = bâtonnet; *c.* = cônes; *c. g.* = cellules ganglionnaires; *g. ex.* = grains externes; *g. in.* = grains internes; *n. c. p.* = noyaux des cellules pigmentaires; *p.* = pigment; *v. s.* = vaisseaux sanguins. Grossissement linéaire : 320.



2.



M.-L. Verrier, del.

Les yeux et la vision des Poissons.

PLANCHE VIII

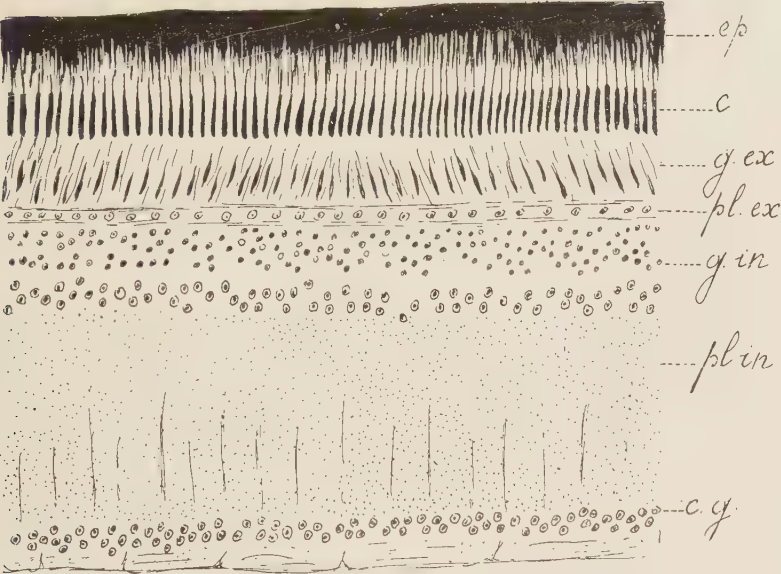
PLANCHE VIII

Fig. 1. — Rétine de *Serranus cabrilla*, fovea.

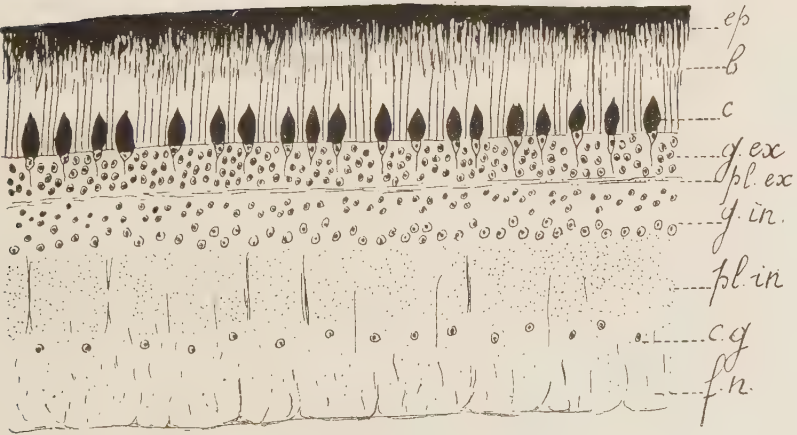
Fig. 2. — Rétine de *Serranus cabrilla*, région périphérique.

Abréviations communes aux deux figures.

b. = bâtonnet; *c.* = cône; *c. g.* = cellules ganglionnaires; *é. p.* = épithélium pigmentaire; *f. n.* = fibres nerveuses; *g. ex.* = grains externes; *g. in.* = grains internes; *pl. ex.* = couche plexiforme externe; *pl. in.* = couche plexiforme interne. Grossissement linéaire : 320.



2



M.-L. Verrier, del.

Les yeux et la vision des Poissons.

PLANCHE IX

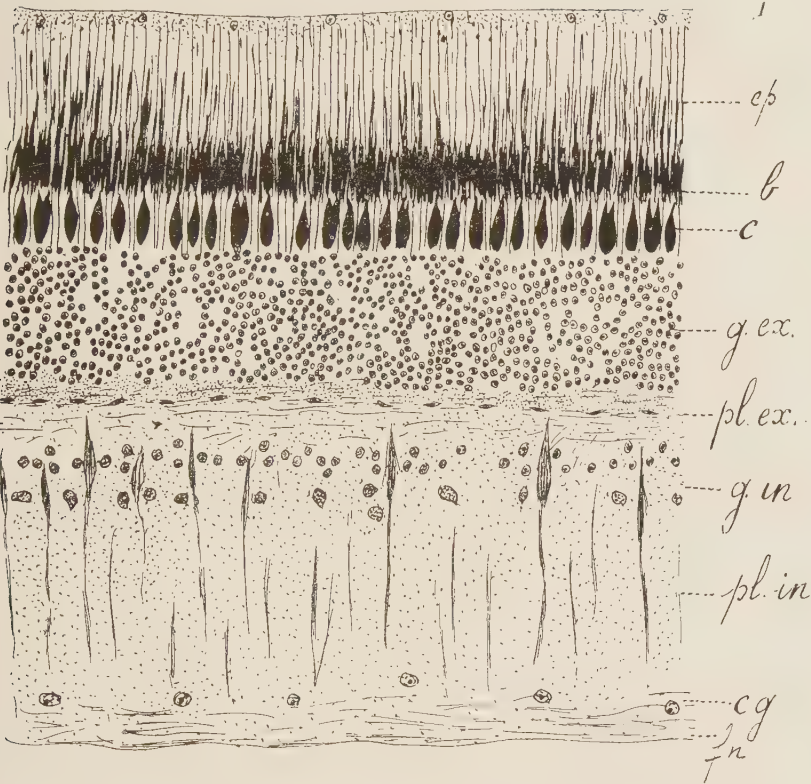
PLANCHE IX

Fig. 1. — Rétine de *Perca labrax*, région voisine de l'axe optique.

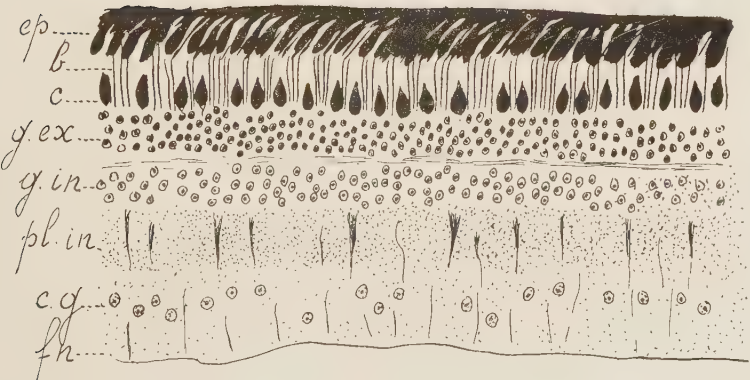
Fig. 2. — Rétine de *Scorpæna porcus*, région voisine de l'axe optique.

Abréviations communes aux deux figures.

b. = bâtonnet ; *c.* = cône ; *c. g.* = cellules ganglionnaires ; *é. p.* = épithélium pigmentaire ; *f. n.* = fibres nerveuses ; *g. ex.* = grains externes ; *g. in.* = grains internes ; *pl. ex.* = couche plexiforme externe ; *pl. in.* = couche plexiforme interne. Grossissement linéaire : 320.



2.



M.-L. Verrier, del.

PLANCHE X

PLANCHE X

Fig. 1. — Rétine d'*Hippocampus brevirostris*.

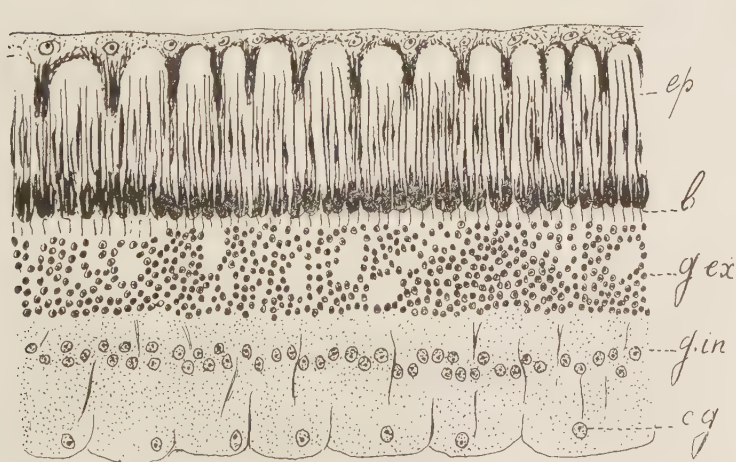
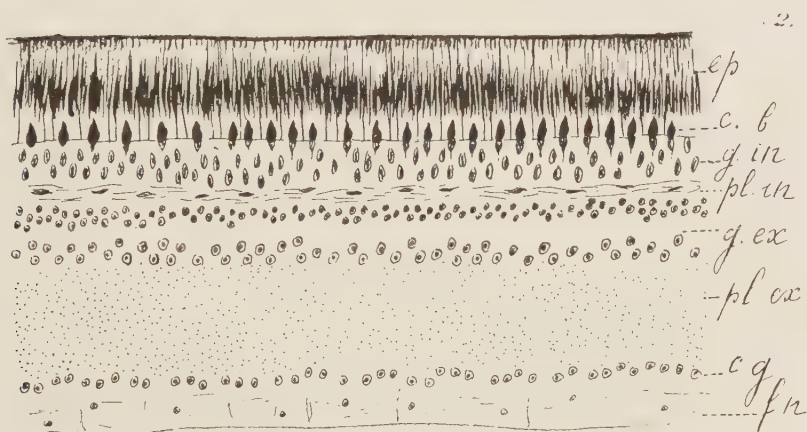
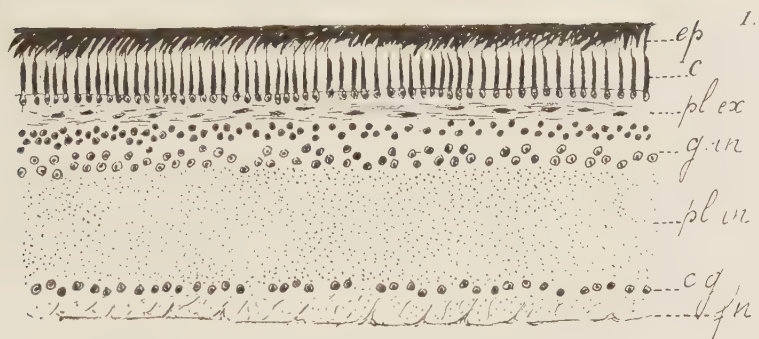
Fig. 2. — Rétine de *Gasterosteus aculeatus*.

Fig. 3. — Rétine de *Conger vulgaris*.

Ces trois portions de rétine sont situées au fond de l'œil.

Abréviations communes à toutes les figures.

b. = bâtonnet ; *c.* = cône ; *c. g.* = cellules ganglionnaires ; *é. p.* = épithélium pigmentaire ; *f. n.* = fibres nerveuses ; *g. ex.* = grains externes ; *g. in.* = grains internes ; *pl. ex.* = couche plexiforme externe ; *pl. in.* = couche plexiforme interne. Grossissement linéaire : 320.



M.-L. Verrier, del.

Les yeux et la vision des Poissons.

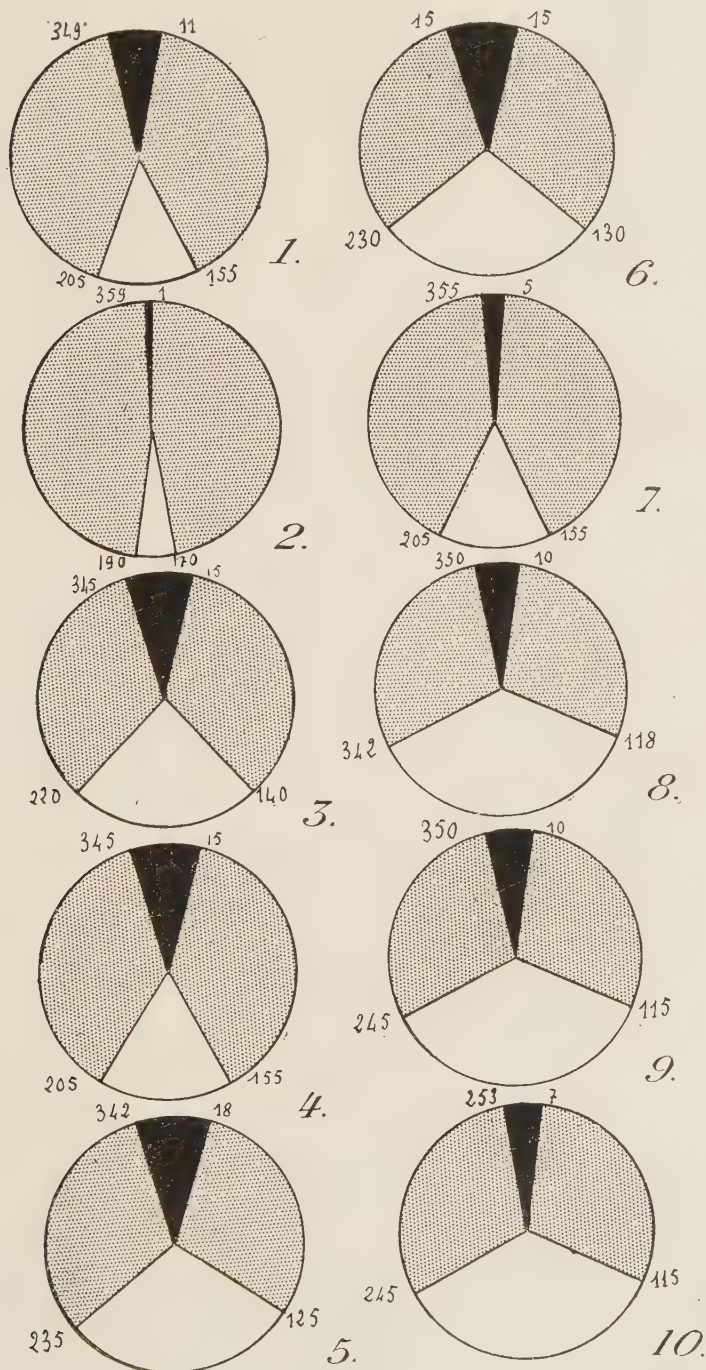
PLANCHE XI

PLANGHE XI

Champs de vision anatomique monoculaire et binoculaire dans le plan horizontal.

- Fig. 1. — *Mullus barbatus*.
- Fig. 2. — *Trigla corax*.
- Fig. 3. — *Scorpæna scrofa*.
- Fig. 4. — *Perca labrax*.
- Fig. 5. — *Trachurus trachurus*.
- Fig. 6. — *Sargus rondeletti*.
- Fig. 7. — *Box salpa*.
- Fig. 8. — *Chrysophrys aurata*.
- Fig. 9. — *Crenilabrus pavo*.
- Fig. 10. — *Mugil ramada*.

Les plages noires représentent les champs de vision binoculaire, les plages en pointillé, les champs de vision monoculaire.



M.-L. Verrier, del.

Les yeux et la vision des Poissons.

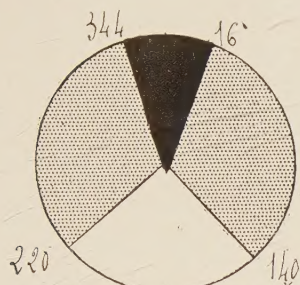
PLANCHE XII

PLANCHE XII

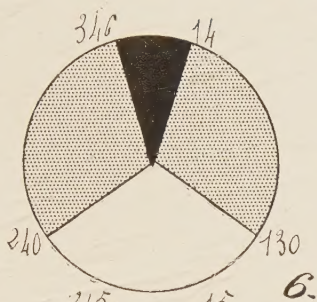
Champs de vision anatomique binoculaire et monoculaire
dans le plan horizontal.

- Fig. 1. — *Perca fluviatilis*.
Fig. 2. — *Salmo fario*.
Fig. 3. — *Esox lucius*.
Fig. 4. — *Cyprinus carpio*.
Fig. 5. — *Tinca tinca*.
Fig. 6. — *Barbus barbus*.
Fig. 7. — *Brama brama*.
Fig. 8. — *Carassius auratus*.
Fig. 9. — *Leuciscus rutilus*.
Fig. 10. — *Scardinius erythrophthalmus*.

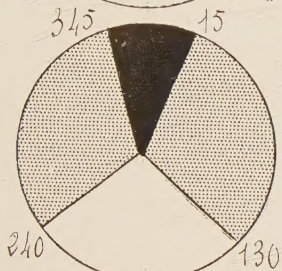
Mêmes indications que pour les figures de la planche XI.



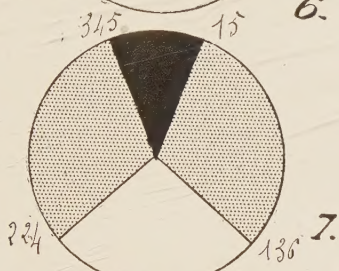
1.



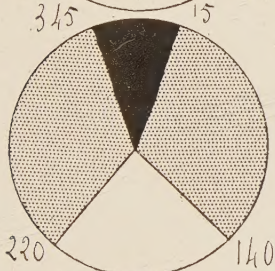
6.



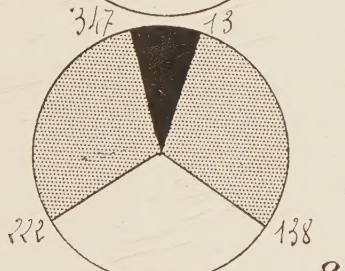
2.



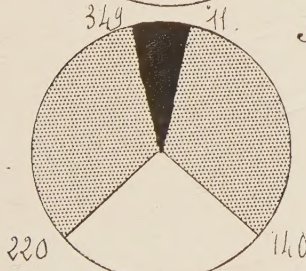
7.



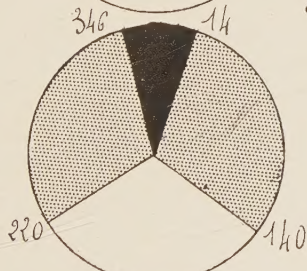
3.



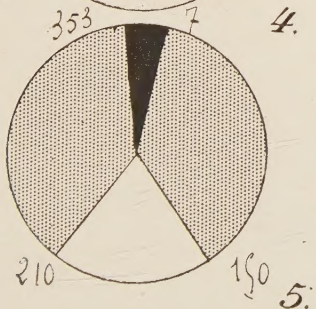
8.



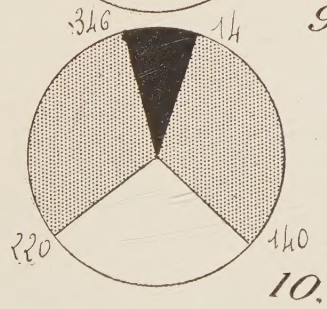
4.



9.



5.



10.

M.-L. Verrier, del.

Les yeux et la vision des Poissons.

